

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
Departamento de Paleontología



TESIS DOCTORAL

**Caracterización de las asociaciones de quistes de
dinoflagelados del intervalo Cenomaniense Superior-
Turonense Inferior en las Cordilleras Ibérica y Cantábrica :
=Description of Late Ceromanian-Early Turonian
dinoflagellate cyst assemblages from the Iberian and**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Daniel Peyrot

DIRECTORES:

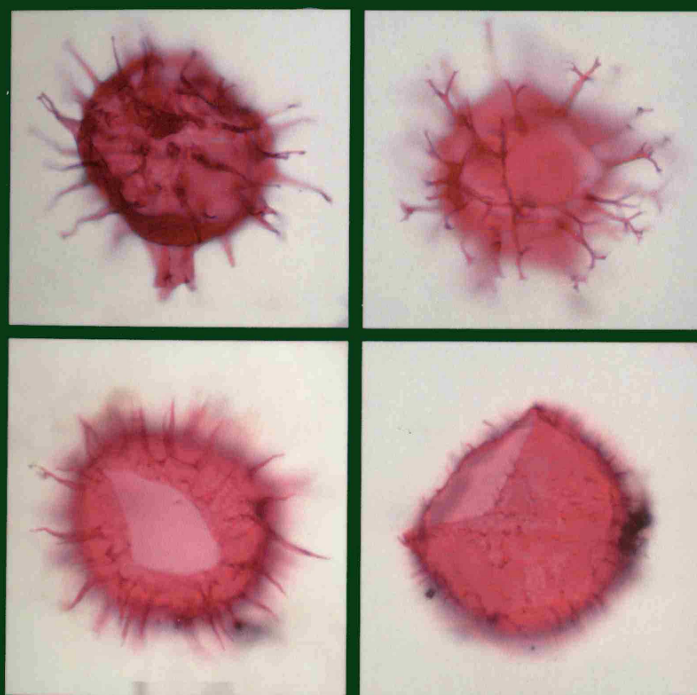
María José, dir Comas Rengifo
Eduardo, dir Barrón López

Madrid, 2015

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE PALEONTOLOGÍA

**CARACTERIZACIÓN DE LAS ASOCIACIONES DE QUISTES
DE DINOFLAGELADOS DEL INTERVALO CENOMANIENSE
SUPERIOR–TURONIENSE INFERIOR EN LAS CORDILLERAS
IBÉRICA Y CANTÁBRICA**

**DESCRIPTION OF LATE CENOMANIAN–EARLY TURONIAN
DINOFLAGELLATE CYST ASSEMBLAGES FROM THE
IBERIAN AND CANTABRIAN RANGES**



DANIEL PEYROT

**TESIS DOCTORAL
PHD THESIS**

2011



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5329293794

T
1397

Memoria del trabajo realizado por Daniel PEYROT, bajo la dirección de la Dra. María José COMAS REN-GIFO Profesora Titular del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid y del Dr. Eduardo BARRÓN LÓPEZ Investigador Titular de OPIS del Instituto Geológico y Minero de España, para optar al Título de Doctor con "Mención Doctor Europeo", por la Universidad Complutense de Madrid.

María José Comas

Madrid, Octubre 2011



À la mémoire de ma maman,
À mon papa,
À Cristina,

À la mémoire de Dominique Jolly,

AGRADECIMIENTOS, ACKNOWLEDGEMENTS, REMERCIEMENTS

Agradecimientos

Hace ya bastante tiempo que vine a España y que tomé la decisión de realizar una Tesis Doctoral. Como cabe imaginar, el número de personas que me ayudaron en esta dura pero gratificante tarea es proporcional al tiempo que le dediqué. He tenido la suerte de contar con la inestimable ayuda de tantas personas, que el sencillo hecho de marcar sus nombres seguidos haría que el presente apartado tomase el aspecto de una guía telefónica de una comunidad de copropietarios de una de las sobrepobladas urbanizaciones de los alrededores de Madrid. Así que intentaré escribir estos agradecimientos utilizando el mismo estilo, conciso y eficaz, que utilicé para redactar los siguientes capítulos y pido disculpas, con antelación, a todas las personas que no voy a recordar en el presente momento.

En primer lugar, quisiera agradecer a mis dos directores de Tesis, la Dra. **María José Comas Rengifo** y el Dr. **Eduardo Barrón**, la oportunidad que me han brindado de trabajar en un tema tan apasionante y, sin embargo, desconocido por parte del gran público. Su inquebrantable apoyo moral y su inagotable soporte científico vencieron mi pesimismo crónico y el injustificable desorden que caracteriza cualquiera de mis actividades diarias. Si se pudiera multiplicar el sueldo percibido al final del mes de manera proporcional a los dolores de cabeza generados por su doctorando, mis dos directores serían poseedores de una prodigiosa cuantía de dinero que les permitiría disfrutar de dulces y merecidos momentos de descanso.

Querría también agradecer del fondo de mi corazón a **Cristina** que, durante todos estos años, me ha apoyado y me ha dado las fuerzas necesarias para ir adelante. Su método fue el mejor: optimismo, cariño y comprensión.

Querría también expresar mi gratitud hacia el Dr. **Sergio Rodríguez García**, director del Departamento de Paleontología por haberme aceptado en el Departamento. Estoy muy agradecido a las Dras. **María Luisa Canales Fernández**, **María del Carmen Arias Fernández**, **María de la Concepción Herrero Matesanz**, por la ayuda que me prestaron en los problemas micropaleontológicos. **Otto Kalin** me dio numerosos consejos geológicos y estuvo siempre disponible para resolver mis dudas. La importancia revestida por la estadística en esta memoria se debe a la inestimable competencia de los Drs. **Manuel Hernández Fernández** y **Luis Lassaletta** en este tema. Tampoco me sería posible pasar por alto el apoyo logístico que me ofrecieron **Rosario Palomo Monjas** y a la Dra. **Graciela Noemí Sarmiento Chiesa** y que permitió el buen desenvolvimiento de mi actividad. Me gustaría también agradecer al Dr. **Antonio Goy Goy** quien tuvo la benevolencia de compartir tiempo conmigo para explicarme la evolución de las plataformas carbonatadas ibéricas durante el Mesozoico e intercambiar unas, siempre acertadas, aunque a menudo escuetas, palabras acerca de la Zona Tenuicostatum de la Formación Turmiel del Toarciense basal.

Querría también agradecer al personal técnico del departamento y particularmente a **Isabel Díaz Megías** y **Rocio Rico Arjona** cuya habilidad fue decisiva para sacar laminas pali-

nológicas de muestras geológicas. También me gustaría dar las gracias aquí a los Drs. **Enrique Peñalver** y **Carmen Diéguez** que, aunque no formalmente vinculados con el Dpto. de Paleontología de la Facultad de CC. Geológicas, me aportaron un soporte científico y un apoyo humano muy apreciados.

En el repaso realizado, no podían faltar mis compañeros de despacho y, de manera más amplia, todos los becarios nuevos o antiguos de los departamentos de la facultad de CC. Geológicas que he podido encontrar. A lo largo de estos años, las "churras y merinas del cubil" consiguieron aguantar todos mis asaltos y gritos de desesperación o exasperación y supieron dispensar consejos y ayudas con una inacabable prodigalidad. **Ana, Ángela, Angélica, Blanca, Laura, Paloma y Paola** (las merinas) me dieron a conocer un gran número de artículos tratando de estadística, geoquímica isotópica y micropaleontología y me ofrecieron una prodigiosa cantidad de estas sonrisas que me dieron animo y fuerzas renovadas para ponerme al trabajo. Y, por si fuera poco ¡la mayoría de sus recomendaciones literarias y musicales fueron acertadas!

De la misma manera, querría dar mis agradecimientos a **Adan, Juanal, Ismael, Fernando, Omid y Tito** (las churras) por el soporte científico y especialmente geológico que me proporcionaron a lo largo de todos estos años. También gracias a ellos, he podido enriquecer de manera muy significativa mi capital humano. Desde entonces he aprendido a saborear un buen pacherán o apreciar un concierto de La Danserye, con o sin leotardos apretados (Oyd, Oyd!). Querría agradecer especialmente a **Fernando** que me llevó numerosas veces al campo y que solucionó, con bastante facilidad, la mayoría de mis dudas geológicas y paleogeográficas. Asociada a **Juanal**, en lo bueno y en malo, en la salud y la enfermedad, **Charo** me ayudó mucho a encontrar salidas en mis momentos difíciles. Me acordaré siempre con emoción de estas reuniones con **Juanal** y **Charo**: sencillas, rodeando unos trozos de salchichas (medio carbonizados pero exquisitos) pero también suntuosas, integrado a una asamblea de calaspareños, pinteños, geólogos y músicos de muchas nacionalidades en las riberas del río Segura.

Tampoco puedo olvidar a los becarios de las plantas superiores, especialmente a **Andrea, Laura, Rebeca, Carlos, Juanpe y Paco**, que siempre me ayudaron de buena gana y soportaron mis frecuentes incorrecciones prosódicas con la abnegación, la obstinación o la resistencia al dolor que suelen caracterizar normalmente a los aficionados del Atlético, los agentes comerciales de Orange y los profesores eméritos de facultad.

En este recorrido por la facultad de CC. Geológicas, cabe mencionar al personal de la Biblioteca y especialmente a **Mariví, Maite y Pedro** que suministraron, a intervalos regulares, toda la bibliografía necesaria para llevar a cabo esta memoria.

Mi carrera española no se limitó a la presente facultad sino que incluye otras instituciones académicas. Pasé mi último año de licenciatura en la Universidad de Alcalá de Henares y pude recibir allí las clases de Paleobotánica del Dr. **José María Barrasa González** y empezar a estudiar literatura científica. Allí se sitúa el principio de mi (nunca acabada) formación investigadora y, para ser más concreto, en la lectura de un artículo intitulado "Botánica y Evolución" escrita por la Dra. **Margarita Moreno** del Dpto. de Biología Vegetal la facultad de CC. Biológicas de la Complutense. **Marga** representa, para mí, una persona muy importante, un modelo inalcanzable de integridad científica y una amiga muy querida que supo acogermme con cariño e introducirme en la investigación científica y en la cultura española. También aquí, me gustaría agradecer a **Luis** las clases magistrales de microscopía, de microfotografía y de informática que me dio.

El departamento de Biología Vegetal de la Complutense alberga muchas personas que me prestaron ayuda sustancial. Querría mencionar a los Drs. **Luis Balaguer Núñez, Ana Bua-des Rodríguez, Ildefonso Barrera Martínez, Ana Rosa Burgaz Moreno, Gisela Olivan Mar-**

tínez, Esther Perera Fernández, Santiago Pajarón Sotomayor, Carmen Prada Moral, Rosalía Ramírez Vera, Ángel Ramos Núñez, Emilia Redondo Serranía, Estela Serriñá Ramírez y María Pérez-Serrano Serrano. Querría resaltar a los Drs. **Margarita Costa Tenorio** y **Félix Martínez Atienza**. Marga me acoge en su casa durante un año y me proporcionó siempre un gran apoyo moral y, con la ayuda de **Félix**, alimentó mi biblioteca en obras maestras de la literatura española con gran regularidad. **Nicolás** e **Iñaki**, vinculados con el Dpto. de Biología Vegetal, también me ayudaron en ciertos momentos, explicándome matices de la lengua española o dándome ánimo con maravillosas fotografías botánicas.

De la Autónoma de Madrid, me gustaría agradecer a **Mercedes García Antón** que me prestó su ayuda y me hizo sitio en su laboratorio para realizar tratamientos palinológicos. Querría también agradecer a **Manuel** y **Yolanda** de Alicontrol que me ayudaron durante y después de mi estancia en esta empresa.

Fuera del cuadro estrictamente universitario, numerosas personas me ayudaron durante todos estos años. Me gustaría señalar entre otras muchas, a **Miguel** que fue la primera persona en acogermme en Alcalá de Henares y a **Gema** que siguió con ternura y angustia, desde sus tierras catalanas, todas las peripecias que caracterizaron mi caótico recorrido por España.

Luego, mi destino fue unido de forma casual a todos los amigos y familiares de la persona con quien comparto ahora mi vida, es decir de **Cristina** o **Kiti** (sin "r"). Aquí habría que separar aquí los amigos de Alcalá de los de Madrid. El grupo formado por los de Alcalá se puede dividir, a su vez, en dos grupos que llamaremos "los tempranos" o, mejor dicho las tempranas, y "los tardíos", también llamados "piezas importadas". En el primer grupo figuran **Bea**, **Carol**, **Maqui**, **María Ángeles**, **Naira**, **Noelia** y **Sandra**. El grupo de las piezas importadas incluye, entre otros, a **Nacho** y a **José** cuya afición respectiva para Michael Jackson y el Real Madrid nunca dejó de sorprenderme. Por su parte, el núcleo madrileño comprende a **Elenita**, **Irene**, **Nuria**, **Patri**, **Raúl** y **Andrés**. Desgraciadamente, no llevo la cuenta de las partidas de Mus o de Poker que jugué con ellos, pero puedo afirmar que, a pesar de todas las derrotas sufridas a lo largo de estos años, sigo teniendo el honor y la suerte de contarles como amigos. Con todos ellos, compartí emociones y momentos de felicidad inolvidables, aquí, en Madrid, pero también durante las diferentes excursiones que hemos hecho dentro y fuera de España. Todos ellos me dieron todo su afecto y su apoyo para superar los momentos difíciles que atravesé. Esté donde esté, siempre me acordaré de ellos con cariño.

Los amigos del trabajo no podían faltar y debo introducir en este apartado a **Elsa**, **Carlos**, **Bea**, **Luis**, **Erika** y **Maripaz**. A pesar de practicar profesiones relacionadas con la sanidad, todas estas personas se mostraron benévolas para mí. **Erika** comparte conmigo varias aficiones dentro de las cuales se cuentan la cocina y el patinaje. Hemos cocinado juntos en varias ocasiones y nos queda pendiente realizar un buen recorrido en patines. Con **Bea** y **Luis**, me he juntado muchas tardes y noches para divertirme delante de juegos de mesa o para saborear platos elaborados. No recuerdo haber ganado ni un solo juego pero sí haberme divertido como un niño.

Los familiares de Cristi son numerosos y todos me dieron una acogida increíble. **Tiscar**, **Paco padre** y **Paco hijo** me demostraron que los Andaluces de Jaén no cultivan solamente los olivos sino también, de sol a sol y luna a luna, la hospitalidad, la generosidad y la bondad. **Tiscar** contribuyó además en hacerme descubrir y apreciar la gastronomía andaluza, sus migas, talarines (con una "l"), fritás, gachas y tantos otros. Lo mismo podría decir de **Nieves**, **Pura**, **Miguel** así como de mis compañeros en edad **Grego**, **María del Mar**, **Sergio**, **Susie**, **José** y todas las personas de Hinojares o Almería que he podido encontrar y que me dieron grandes muestras de afecto.

Gracias a **Cristina**, he tenido la suerte de tratar con gente siempre muy simpática y

quiero recordar aquí **Marisol, Lara y Javier**, en compañía de los cuales compartí numerosas comilonas de las cuales no salí siempre indemne.

Con **Manu y Chuse**, pude comprobar que los Pirineos no representan una frontera insuperable que divide devoradores de jamón y tira-fresas. Algunos franceses como **Manu**, comen fresas y jamones, y no se portan mal por aquí. Bonito ejemplo que me gustaría seguir.

Finalmente, voy a acabar este recorrido con mis compañeros del piso de Vallecas, **Jorge y José** que me han introducido al mundo de Platón y Spinoza! Cuántas conversaciones habremos tenido acerca de la búsqueda de la felicidad! Aquel año de convivencia fue un año de feliz intercambio literario; aprendí mucho gracias a ellos y les estoy muy agradecido.

Remerciements

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont encadré ou aidé lors de mon séjour dans l'équipe Paléoenvironnement et Paléoclimat de l'Université de Montpellier 2 et particulièrement à son ancien directeur **Denis-Didier Rousseau** ainsi qu'à **Ariane Boyer, Jackie Ferrier, Patrick Schevin, Chantal Descolas-Gros, Séverine Fauquette, Jean Malley, Serge Muller et Rachid Cheddadi**.

Ariane m'a fournie pendant plus d'une année des copies de ses "pièces rares" issues du fond bibliographique du Département. **Jackie** m'a appris les bons gestes pour monter des lames de collections. **Patrick** m'a initié aux traitements palynologiques et a grandement contribué à l'établissement de mes connaissances dans ce domaine. **Patrick** et **Anne** m'ont aussi chaleureusement accueilli dans leur foyer chaque fois que je suis passé par le laboratoire et m'ont fait découvrir tout un monde musical.

Je souhaiterais également remercier les doctorants qui étaient présents durant mes séjours au département et qui ont répondu à chacune de mes demandes d'aide. Merci à **Adèle, Jeanne Marine, Eudes, Alfred, Slimane, Julien et Lara**.

J'adresse également mes remerciements à **Didier Néraudeau**, de l'Université de Rennes 1 qui a accepté d'encadrer mes premiers pas en palynologie et m'a donné l'opportunité d'étudier du matériel Crétacé de Charentes. Merci également à **Romain Vullo** pour son aide en de nombreuses matières scientifiques, son support moral et ses connaissances gastronomiques "hors pairs".

Merci beaucoup à **Marc Floquet** pour avoir réalisé une revue externe de ce mémoire. Ma dette envers son travail est aussi énorme.

Je tiens à remercier chaleureusement tous mes amis et ma famille qui m'ont soutenu et ont toujours réussi à m'apporter l'affection dont j'avais besoin pour mener à bien cette entreprise.

Acknowledgements

First I would like to thank **Susanne Feist-Burkhardt** and **Andrew MacRae**, who welcomed me during the research visits done to the Natural History Museum, London, UK and to the Saint Mary's University, Halifax, Canada. **Mike** and **Danuta Kaminski**, who provided me an incredible accommodation in London, are also warmly thanked.

In the former Micropalaeontological Dpt. of the Natural History Museum, I received the support of many palynologists and micropalaeontologists to whom I am indebted, they are: **Bryan Pedder, Jeremy Young, Andy Anderson, Giles Miller, Clive Jones, Tim Potter, Geoff Eaton** and, not the least, **John Williams**.

At the University College London, I attended the palynology module coordinated by **Susanne and Mike** and I am grateful to **Sue Matthews, Jane Lewis, Jim Davy and Bill Chaloner** for providing incredible courses.

Pierre Jutras, chair of the Dpt. of Geology of the Saint Mary's University is thanked first for allowing me to use space and utilities from the department, second for giving me such a geologic and touristic advise and third for having lent a car to a member of the French Connection (That day, he nearly lost his car)! I would also like to thank **Ahmed Ahmed, Darren Lefort** and **Atika Karim** for their help and for providing a friendly atmosphere, which allowed me to feel at home. I would like to acknowledge **Andrew** and his family for their kindness and interest.

During my stay at Halifax, I made many visits to the Bedford Institute of Oceanography, where I have had the pleasure of meeting **Rob Fensome** and **Graham Williams**. These incredible scientists gave me an invaluable support in taxonomy and systematics and a full access to their library, which is as good as the **John's** one for dinos. I am enormously grateful to **Rob** and **Lorraine** who completely succeed in making my stay charming and enjoyable.

I am also grateful to **Ulrich Heimhofer** from the University of Hannover for providing a good review of this Ph.D. memory. The papers accompanying the present memory have been substantially improved by the reviews of **Paul Dodsworth, Henrik Nøhr-Hansen** and **Martin Pearce** and I am very grateful to them.

This Ph.D. was funded by the project **CGL2005-01765** and **CGL2009-12008** of the Ministerio de Ciencia e Innovación (Spain) with contributions of the **Basler Stiftung für biologische Forschung** (Switzerland). I am very grateful to all sources and especially indebted to **Raffael Winkler** (Naturhistorisches Museum, Basel) for following the project.

RESUMEN

Desde el Mesozoico, los quistes de dinoflagelados constituyen uno de los grupos de microfósiles más importantes. Incluyen taxones fácilmente identificables con afinidades ecológicas específicas. En el registro fósil se han observado tasas de renovación muy altas lo que justifica su frecuente utilización en la datación de rocas sedimentarias. Por estas razones, los fósiles de este grupo se han considerado una herramienta útil tanto en las correlaciones temporales como en las reconstrucciones paleoceanográficas.

Con el fin de contribuir al conocimiento de los quistes de dinoflagelados del intervalo temporal Cenomaniense superior–Turoniense inferior y determinar su distribución espacial y temporal en las cordilleras Vasco-Cantábrica e Ibérica, se estudiaron ciento cuatro muestras que fueron tratadas siguiendo los protocolos palinológicos clásicos. Proceden de cuatro secciones estratigráficas bien datadas con ammonioideos que forman parte de los afloramientos cretácicos de una banda de dirección NNO-SSE dentro de la Plataforma Castellana.

Se ha realizado una clasificación y descripción detallada de los quistes de dinoflagelados teniendo en cuenta sus características morfológicas analizadas con microscopía óptica (de campo abierto y confocal) y microscopía electrónica de barrido, y se han identificado una división, una clase, dos órdenes, cinco subórdenes, cinco familias, treinta y cuatro géneros, sesenta y tres especies y una especie nueva, denominada “*Dinoflagellate cyst A*”. Además, se ha confeccionado un cuadro con la distribución estratigráfica de los taxones en relación con la escala bioestratigráfica establecida con ammonioideos para la Plataforma Castellana, y se ha comparado con las distribuciones reconocidas en otras cuencas.

Con el fin de determinar los diferentes factores que controlan la distribución espacial de los quistes de dinoflagelados se han efectuado estudios estadísticos multivariantes. Tanto las palinofacies como las asociaciones palinológicas han permitido reconocer en las distintas secciones ambientes de sedimentación con proporciones variables de aportes de materiales de origen continental y marino. En concreto, las palinofloras marinas y terrestres muestran diferencias significativas en las áreas NNO y SSE. En los afloramientos meridionales, las asociaciones palinológicas contienen una gran representación de palinomorfos terrestres (principalmente esporas y granos de polen de gimnospermas), y una diversidad reducida de dinoquistes; y por el contrario, las sucesiones más septentrionales están caracterizadas por asociaciones con mayores concentraciones de Normapolles y una diversidad más elevada de dinoquistes. Las asociaciones palinológicas también reflejan cambios en los procesos tafonómicos y los requerimientos paleoecológicos de sus principales integrantes, de acuerdo con un gradiente proximal/distal dentro de la plataforma. Los géneros *Spiniferites*, *Odontochitina*, *Chlamydophorella*, *Trichodinium* e *Impletosphaeridium* están relacionados con ambientes marinos más abiertos, mientras que *Xenascus*, *Cribroperidinium*, *Canningia*, *Apteodinium*, *Exochosphaeridium* y *Pervosphaeridium* se interpretan como elementos frecuentes en ambientes marinos restringidos o costeros.

Por el momento, en la Plataforma Castellana se han encontrado pocas evidencias de condiciones anóxicas/subóxicas que se puedan relacionar con el Evento Anóxico Oceánico 2 (OAE2), aunque tal vez uno de sus resultados sea la mayor abundancia de *Cyclonephelium* spp. en las secciones distales.

Palabras claves: Dinoquistes, Taxonomía; Bioestratigrafía; Paleoecología; Cretácico Superior; Cenomaniense–Turoniense; Evento Anóxico Oceánico 2 (OAE2); Cordillera Ibérica; Cordillera Vasco-Cantábrica; Plataforma Castellana.

ABSTRACT

Dinoflagellate cysts represent one of the most important micropalaeontological groups and includes common and easily recognizable widespread taxa of specific ecological affinities. The fossil record of these organisms indicates high rates of turnover and justifies its (the fossil record is singular) frequent use to date sedimentary rocks. For these reasons, dinoflagellate cysts are considered to be a very helpful tool for both biostratigraphy and paleoceanography.

In order to better understand Late Cenomanian–Early Turonian dinoflagellate cysts and to determine the spatial and temporal distribution of this group in the Iberian and Vasco-Cantabrian Ranges, 104 samples from four well-dated sections were sampled and treated following the standard palynological procedures. The four successions belong to the Castilian Platform and describe a transect in a NNW-SSE direction, broadly corresponding to the extension of the palaeogeographical system during the time interval considered.

A refined taxonomic classification of dinoflagellate cysts was performed on the basis of their morphological characteristics and optical properties under both light (bright field and confocal laser scanning) and scanning electron microscopes. One division, one class, two orders, five suborders, six families, thirty-four genera, and sixty-three species were identified. A new species, called “Dinoflagellate cyst A”, was described. An accurate and synthetic biostratigraphic scheme calibrated to ammonite zones of the Castilian Platform is being proposed here for the first time.

A statistical approach involving indirect (Principal Component Analysis, PCA) and direct (Redundancy Analysis, RDA) multivariable techniques was carried out in order to infer palaeoenvironmental controls on the palynological assemblages and the palaeoecological affinities of its components. The palynofacies analysis and palynological assemblages revealed contrasting depositional environments diversely influenced by terrigenous and marine materials. Specifically, both marine and terrestrial palynofloras showed strong polarity along the NNW-SSE transect. Southern locations yielded terrestrial assemblages with high proportions of terrestrial palynomorphs (mainly spores and gymnosperm pollen grains) and poorly diversified dinoflagellate cyst content. Conversely, the northern locations showed reduced terrestrial assemblages (with higher proportions of *Normapolles* pollen grains) and more diversified marine successions. The differences observed in the palynological assemblages were interpreted to reflect the taphonomic processes and palaeoecological preferences of its principal components according to a proximal/inner neritic to distal/outer neritic trend. The genera *Spiniferites*, *Odontochitina*, *Chlamydophorella*, *Trichodinium* and *Impletosphaeridium* appeared to prefer outer/open marine settings, while *Xenascus*, *Cribroperidinium*, *Canningia*, *Apteodinium*, *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* have been related to inner settings. In the Castilian Platform, anoxic/suboxic conditions related to the Oceanic Anoxic Event 2 (OAE2) appeared to be poorly developed and may be manifested by a higher proportion of *Cyclonephelium* spp. in the distal dinocyst sections.

Keywords: Dinoflagellate cysts; Taxonomy; Biostratigraphy; Palaeoecology; Upper Cretaceous; Cenomanian–Turonian; Oceanic Anoxic Event 2 (OAE2); Iberian Range; Basque-Cantabrian Range; Castilian Platform.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

ÍNDICE v

1. INTRODUCTION AND OBJETIVES	3
2. ANTECEDENTES PALINOLÓGICOS	7
2.1. CUENCA ANGLO-PARISINA	7
2.2. CUENCAS DE ALEMANIA Y DEL MAR DEL NORTE	13
2.3. CUENCA DE BOHEMIA Y CUENCAS ADYACENTES	15
2.4. CUENCAS DE EUROPA MERIDIONAL	17
2.5. ESTUDIOS REALIZADOS EN NORTEAMÉRICA	18
2.6. CUENCAS TETHYSIANAS	22
2.7. CUENCAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA	23
3. METODOLOGÍA Y TÉCNICAS DE TRABAJO	27
3.1. TRABAJOS DE GABINETE	27
3.2. TRABAJOS DE CAMPO	28
3.3. TRABAJOS DE LABORATORIO	28
3.3.1. <i>Tratamientos químicos</i>	29
3.3.2. <i>Tratamientos mecánicos</i>	33
3.3.3. <i>Tinción y montaje</i>	34
3.4. MICROSCOPIA	36
3.5. ESTUDIOS CUANTITATIVOS	38
3.5.1. <i>Estudio de los dinoquistes</i>	38
3.5.2. <i>Estudio de las palinofacies</i>	40
3.5.3. <i>Presentación de los resultados</i>	40
3.6. ANÁLISIS GEOQUÍMICO	41
3.6.1. <i>Análisis isotópico del Carbono</i>	41
3.6.2. <i>Análisis del Carbono Orgánico Total y de carbonatos</i>	41
3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	42
3.7.1. <i>Estudio de la diversidad</i>	42
3.7.2. <i>Análisis de correlación</i>	43
3.7.3. <i>Métodos multivariantes</i>	43

4. CONTEXTO GEOGRÁFICO Y MARCO GEOLÓGICO	49
4.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA	49
4.2. CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO	50
4.2.1. <i>Contexto paleogeográfico</i>	50
4.2.2. <i>Contexto geológico</i>	51
4.3. MARCO ESTRATIGRÁFICO	53
4.3.1. <i>Unidades litoestratigráficas</i>	53
4.3.2. <i>Estratigrafía secuencial y ambientes de sedimentación</i>	56
4.3.3. <i>Evento Oceánico Anóxico 2 (OAE2)</i>	58
4.4. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES ESTUDIADAS	59
4.4.1. <i>Sección de Puente de</i> (PU)	60
4.4.2. <i>Sección de Fuentetoba</i> (FT)	62
4.4.3. <i>Sección de Condemios</i> (CO)	64
4.4.4. <i>Sección de Tamajón</i> (TA)	64
5. DINOFLAGELADOS ACTUALES Y FÓSILES	69
5.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES	69
5.2. LA MORFOLOGÍA DE LOS DINOFLAGELADOS	71
5.2.1. <i>La forma móvil o esquizonte</i>	71
5.2.2. <i>Patrones de tabulación</i>	72
5.2.3. <i>Naturaleza de los quistes de resistencia</i>	75
5.2.4. <i>Características morfológicas de los quistes de resistencia</i>	76
5.3. ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA DE LOS DINOFLAGELADOS	77
5.3.1. <i>Problemática y consideraciones preliminares</i>	77
5.3.2. <i>Distribución de los quistes en sedimentos actuales</i>	78
5.3.3. <i>Factores que influyen sobre la distribución de los dinoflagelados y de sus quistes</i>	79
6. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY	83
6.1. INTRODUCCIÓN	83
6.2 DESCRIPTIVE PALAEONTOLOGY	87
Division Dinoflagellata (BUTSCHLI, 1885) FENSOME <i>et al.</i> , 1993	87
Class Dinophyceae PASCHER, 1914	87
Order Gonyaulacales TAYLOR, 1980	87
Suborder Cladopyxiineae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	87
Family Cladopyxiaceae STEIN, 1883	87
Genus <i>Microdinium</i> COOKSON & EISENACK, 1960 emend. SLIMANI, 1994	87
<i>Microdinium ornatum</i> COOKSON & EISENACK, 1960	87
Suborder Gonyaulacineae Autonym	89
Family Gonyaulacaceae LINDEMANN 1928	89
Subfamily Leptodinioidae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	89
Genus <i>Oligosphaeridium</i> DAVEY & WILLIAMS, 1966 emend. DAVEY, 1982	89
<i>Oligosphaeridium complex</i> (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966	89
<i>Oligosphaeridium pulcherrimum</i> (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) DAVEY & WILLIAMS, 1966	92
Subfamily Cribroperidinioidae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	94
Genus <i>Apteodinium</i> EISENACK, 1958 emend. LUCAS-CLARK, 1987	94
<i>Apteodinium maculatum</i> EISENACK & COOKSON, 1960	94
<i>Apteodinium</i> sp. cf. <i>Apteodinium maculatum</i> EISENACK & COOKSON, 1960	95

Genus <i>Cribroperidinium</i> NEALE & SARJEANT, 1962 emend. HELENES, 1984	95
<i>Cribroperidinium exilicristatum</i> (DAVEY, 1969) STOVER & EVITT, 1978	95
Genus <i>Florentinia</i> DAVEY & VERDIER, 1973 emend. DUXBURY, 1980	97
<i>Florentinia</i> sp. cf. <i>Florentinia berran</i> BELOW, 1982	97
<i>Florentinia clavigera</i> (DEFLANDRE, 1937) DAVEY & VERDIER, 1973	98
<i>Florentinia cooksoniae</i> (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980	100
<i>Florentinia ferox</i> (DEFLANDRE, 1937) DUXBURY, 1980	102
<i>Florentinia laciniata</i> DAVEY & VERDIER, 1973	103
<i>Florentinia mantellii</i> (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973	105
<i>Florentinia radiculata</i> (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973	108
Genus <i>Kallosphaeridium</i> DE CONINCK, 1969 emend. JAN DU CHÊNE <i>et al.</i> , 1985	109
<i>Kallosphaeridium? ringnesiorum</i> (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987	109
aff. <i>Kallosphaeridium? helbyi</i> (COOKSON & HUGHES, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1989	111
Subfamily Gonyaulacoideae (Autonym)	112
Genus <i>Achomosphaera</i> EVITT, 1963	112
<i>Achomosphaera sagena</i> DAVEY & WILLIAMS, 1966	112
Genus <i>Spiniferites</i> MANTELL, 1850 emend. SARJEANT, 1970	114
<i>Spiniferites ramosus</i> (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subspecies <i>ramosus</i> (autonym)	114
<i>Spiniferites</i> sp. cf. <i>Spiniferites ramosus</i> subspecies <i>reticulatus</i> (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1973	117
<i>Spiniferites twistringiensis</i> (MAIER, 1959) FENSOME, <i>et al.</i> 1990	119
Genus <i>Pterodinium</i> EISENACK, 1958	120
<i>Pterodinium cingulatum</i> (WETZEL, 1933) BELOW, 1981 subspecies <i>cingulatum</i> (autonym)	121
Subfamily uncertain	123
Genus <i>Cometodinium</i> DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939 emend. MONTEIL, 1991	123
<i>Cometodinium?</i> sp.	123
Genus <i>Coronifera</i> COOKSON & EISENACK, 1958 emend. MAY, 1980	123
<i>Coronifera albertii</i> MILLIOUD, 1969	124
<i>Coronifera heboskina</i> (YUN, 1981) stat. nov.	124
<i>Coronifera oceanica</i> COOKSON & EISENACK, 1958	125
Genus <i>Hystriodinium</i> DEFLANDRE, 1935 emend. CLARKE & VERDIER, 1967	128
<i>Hystriodinium pulchrum</i> DEFLANDRE, 1935	128
Genus <i>Kiokansium</i> STOVER & EVITT, 1978	130
<i>Kiokansium</i> sp. cf. <i>Kiokansium unituberculatum</i> (TASCH <i>et al.</i> , 1964) STOVER & EVITT, 1978	130
Genus <i>Scriniodinium</i> KLEMENT, 1957	133
aff. <i>Scriniodinium campanula</i> GOCHT, 1959	133
Genus <i>Trichodinium</i> EISENACK & COOKSON, 1960	135
<i>Trichodinium castanea</i> (DEFLANDRE, 1935) CLARKE & VERDIER, 1967	135
Dinoflagellate cyst A	137
Family Areoligeraceae EVITT, 1963	138
Genus <i>Canningia</i> COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987	138
<i>Canningia reticulata</i> COOKSON & EISENACK, 1960	138
Genus <i>Cyclonephelium</i> DEFLANDRE & COOKSON, 1955	140
<i>Cyclonephelium compactum</i> DEFLANDRE & COOKSON, 1955	140
<i>Cyclonephelium distinctum</i> DEFLANDRE & COOKSON, 1955	141

<i>Cyclonephelium</i> sp. cf. <i>Cyclonephelium distinctum</i> DEFLANDRE & COOKSON, 1955	143
<i>Cyclonephelium hirtellum</i> (ALBERTI, 1961) DAVEY, 1978	145
<i>Cyclonephelium vannophorum</i> DAVEY, 1969	146
Suborder Ceratiineae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	148
Family Ceratiaceae WILLEY & HICKSON, 1909	148
Genus <i>Odontochitina</i> DEFLANDRE, 1937 emend. NÚÑEZ-BETELU & HILLS, 1998	148
<i>Odontochitina costata</i> ALBERTI, 1961	148
<i>Odontochitina operculata</i> (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955	150
Genus <i>Xenascus</i> COOKSON & EISENACK, 1969 emend. STOVER & HELBY, 1987	153
<i>Xenascus ceratioides</i> (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973	153
Suborder Gonyodomineae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	156
Family Gonyodomaceae LINDEMANN, 1928	156
Subfamily Pyrodinioideae FENSOME <i>et al.</i> , 1993	156
Genus <i>Dinopterygium</i> DEFLANDRE, 1935 emend. FENSOME <i>et al.</i> , 2009	156
<i>Dinopterygium alatum</i> (COOKSON & EISENACK, 1962) FENSOME <i>et al.</i> , 2009	156
<i>Dinopterygium cladoides</i> DEFLANDRE, 1935	158
Genus <i>Hystriospheraeridium</i> DEFLANDRE, 1937 emend. DAVEY & WILLIAMS, 1966	160
<i>Hystriospheraeridium recurvatum</i> (WHITE, 1842) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940 subspecies <i>recurvatum</i> (autonym)	160
Suborder uncertain	161
Family uncertain	161
Genus <i>Cassiculosphaeridia</i> DAVEY, 1969	161
<i>Cassiculosphaeridia reticulata</i> DAVEY, 1969	161
Genus <i>Chlamydophorella</i> COOKSON & EISENACK, 1958 emend. DUXBURY, 1983	163
<i>Chlamydophorella ambigua</i> (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987	164
Genus <i>Dapsilidinium</i> BUJAK <i>et al.</i> , 1980	165
<i>Dapsilidinium? pumilum</i> (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981	165
Genus <i>Downiesphaeridium</i> ISLAM, 1993	166
<i>Downiesphaeridium aciculare</i> (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993	167
<i>Downiesphaeridium</i> sp. cf. <i>Downiesphaeridium armatum</i> (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993	168
Genus <i>Exochosphaeridium</i> DAVEY <i>et al.</i> , 1966	170
<i>Exochosphaeridium majus</i> (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.	170
<i>Exochosphaeridium phragmites</i> DAVEY <i>et al.</i> , 1966	173
Genus <i>Impletosphaeridium</i> MORGENROTH, 1966	175
<i>Impletosphaeridium clavulum</i> (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993	175
<i>Impletosphaeridium polytrichum</i> (VALENSI, 1947) ISLAM, 1993	177
Genus <i>Pervosphaeridium</i> YUN, 1981	178
<i>Pervosphaeridium cenomaniense</i> (NORVICK, 1976) BELOW, 1982	178
<i>Pervosphaeridium pseudhystriochodinium</i> (DEFLANDRE, 1937) YUN, 1981	180
Genus <i>Tanyosphaeridium</i> DAVEY & WILLIAMS, 1966	182
<i>Tanyosphaeridium variecalamum</i> DAVEY & WILLIAMS, 1966	182
<i>Tanyosphaeridium</i> sp. cf. <i>Tanyosphaeridium xanthiopyxides</i> (WETZEL, 1836 ex DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978	184
Order Peridinales HAECKEL, 1894	185
Suborder Peridiniineae (Autonym)	185
Family Peridiniaceae EHRENBERG, 1831	185
Subfamily Palaeoperidinioideae (VOZZHENNIKOVA, 1961) BUJAK & DAVIES, 1983	185
Genus <i>Palaeohystriochophora</i> DEFLANDRE, 1935 emend. DEFLANDRE & COOKSON, 1955	185

<i>Palaeohystricophora infusorioides</i> DEFLANDRE, 1935	185
<i>Palaeohystricophora palaeoinfusa</i> FENSOME <i>et al.</i> , 2009	188
Genus <i>Ginginodinium</i> COOKSON & EISENACK, 1960 emend. LENTIN & WILLIAMS, 1976	189
<i>Ginginodinium</i> sp. cf. <i>Ginginodinium evittii</i> SINGH, 1983	189
Subfamily Deflandreoideae BUJAK & DAVIES, 1983	190
Genus <i>Trithyrodinium</i> DRUGG, 1967 emend. LENTIN & WILLIAMS, 1976	190
<i>Trithyrodinium suspectum</i> (MANUM & COOKSON, 1964) DAVEY 1969	
subspecies <i>suspectum</i> (autonym)	190
Subfamily Ovoidinioidae (NORRIS, 1978) BUJACK & DAVIES, 1983	192
Genus <i>Leberidocysta</i> STOVER & EVITT, 1978	192
aff. <i>Leberidocysta defloccata</i> DAVEY & VERDIER, 1973	192
Order uncertain	193
Family uncertain	193
Genus <i>Prolixosphaeridium</i> DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966	
emend. DAVEY, 1969	193
<i>Prolixosphaeridium conulum</i> DAVEY, 1969	193
 7. BIOESTRATIGRAFÍA	 197
7.1. INTRODUCCIÓN	197
7.2. ASOCIACIONES REGISTRADAS EN LAS SECCIONES DE LA PLATAFORMA CASTELLANA	198
7.2.1. <i>Sección de Puentedey</i>	198
7.2.2. <i>Sección de Fuentetoba</i>	200
7.2.3. <i>Sección de Condemios</i>	202
7.2.4. <i>Sección de Tamajón</i>	202
7.2.5. <i>Patrón sintético de distribución</i>	204
7.3 COMPARACIÓN CON OTRAS CUENCAS	206
7.3.1. <i>Península Ibérica</i>	206
7.3.2. <i>Cuencas europeas y norteamericanas</i>	209
 8. CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS	 215
8.1. INTRODUCCIÓN	215
8.2. ASPECTOS BIOESTRATINÓMICOS	215
8.2.1. <i>Producción</i>	215
8.2.2. <i>Transporte</i>	216
8.2.3. <i>Sedimentación</i>	218
8.2.4. <i>Degradación biológica</i>	220
8.2.5. <i>Resedimentación</i>	222
8.3. ASPECTOS FOSILDIAGENÉTICOS	223
8.3.1. <i>Conservación diferencial</i>	223
8.3.2. <i>Deformación</i>	226
8.3.3. <i>Carbonificación</i>	226
 9. PALAEOECOLOGY OF THE DINOCYSTS FROM THE CASTILAIN PLATFORM	 229
9.1. INTRODUCTION	229
9.2. DESCRIPTION OF THE DINOCYST ASSEMBLAGES	230
9.2.1. <i>Introduction</i>	230
9.2.2. <i>Puentedey section</i>	230
9.2.3. <i>Fuentetoba section</i>	233
9.2.4. <i>Tamajón section</i>	236

9.2.5. <i>Condemios section</i>	236
9.3. AUTOECOLOGY	244
9.4. PALYNOLOGICAL RESPONSE TO THE OAE2	249
9.5. PALYNOLOGICAL RESPONSE TO SEA-LEVEL CHANGES	251
10. PALAEOBIOGEOGRAPHY	259
10.1. PALAEOGEOGRAPHY AND CLIMATE DURING THE CENOMANIAN–TURONIAN	259
10.2. PROVINCIALISM OF DINOCYSTS DURING THE LATE CRETACEOUS	261
10.3. PROVINCIALISM OF THE STUDIED ASSEMBLAGES	262
10.3.1. <i>Characterization of the assemblages from the Castilian Platform</i>	262
10.3.2. <i>The north temperate-boreal influence</i>	262
10.3.3. <i>The Tethyan influence</i>	265
10.3.4. <i>Provincialism of the assemblages from northern Spain</i>	266
11. CONCLUSIONS	269
BIBLIOGRAFÍA	275
PLATES/LÁMINAS	305
APÉNDICE 1: LISTA DE TAXONES CITADOS EN ESTE TRABAJO	325
APÉNDICE 2 : ANÁLISIS CUANTITATIVOS DE LOS DINOQUISTES	333

**CARACTERIZACIÓN DE LAS ASOCIACIONES DE QUISTES
DE DINOFLAGELADOS DEL INTERVALO CENOMANIENSE
SUPERIOR–TURONIENSE INFERIOR EN LAS CORDILLERAS
IBÉRICA Y CANTÁBRICA**

**DESCRIPTION OF LATE CENOMANIAN–EARLY TURONIAN
DINOFLAGELLATE CYST ASSEMBLAGES FROM THE IBERIAN
AND CANTABRIAN RANGES**

1. INTRODUCTION AND OBJECTIVES

Palaeopalynology is the branch of Palaeontology which consists of the study of acid resistant organic microfossils, collectively known as palynomorphs. This group of microfossils includes whole organisms (acritarchs, dinoflagellates and fungal hyphae), reproductive cells (spores and pollen grains), as well as other organic remains of larger organisms such as chitinozoans, foraminifer linings and scolecodonts (TRAVERSE, 2007). Palynomorphs may have a terrestrial (spores and pollen grains) or aquatic (dinoflagellates and acritarchs) origin and their study allows the inference of the composition of ancient ecosystems and the palaeoenvironmental conditions characterizing continental and marine settings.

Together with diatoms and coccolithophores, dinoflagellates constitute one of the main contributors of primary production in modern marine environments (FENSOME *et al.*, 1993b). Dinoflagellates include autotrophic and heterotrophic unicellular motile organisms with a specific morphology, which is typically characterized by the presence of two flagella and a diversely structured shell wall. The group includes more than 2,000 modern species (TAYLOR, 1987), with a complex distribution controlled by biotic and abiotic factors, such as water temperature and salinity, oceanic physiography, nutrient concentration, and productivity of planktonic ecosystems (DALE, 1996). The life cycle of dinoflagellates is generally complex and some species exhibit a resting or dormancy phase, where a nonmotile cell, called a cyst, is produced. According to the species considered, dinoflagellate cysts (dinocysts) are surrounded by a non-preserveable, cellulosic, or a fossilizable cell wall. Although geochemical and biological studies point to a probable Precambrian origin (SUMMONS *et al.*, 1992; MOLDOWAN *et al.*, 1996), fossil cysts, convincingly attributed to dinoflagellates, have not been recorded in rock older than Middle Triassic (FENSOME *et al.*, 1996b; RIDING *et al.*, 2010). According to the fossil record, dinoflagellates experienced a rapid diversification during the Middle Jurassic and constituted stable and highly diverse communities with the main elements of modern flora that were already established by the beginning of the Cretaceous. The taxonomic diversity of the group combined with the reduced stratigraphic interval and the specific palaeoecological preferences of the species convert dinoflagellates to a useful micropalaeontological tool for dating sedimentary rocks and infer palaeoenvironmental conditions (STOVER *et al.*, 1996).

This PhD project focused on the upper Cenomanian–lower Turonian dinocyst successions from the Cantabrian and Iberian Ranges (N Spain). This interval is characterized by an extremely warm climate (HUBER *et al.*, 1999; BICE *et al.*, 2003), several extinction and/or major turnover events affecting both terrestrial and marine ecosystems (RAUP & SEPKOVSKI, 1982, 1986), the highest sea level of the Phanerozoic (HAQ *et al.*, 1987; VOIGT *et al.*, 2006), and a drastic perturbation of the global carbon cycle related to one of the most pronounced anoxic events traditionally referred to as Oceanic Anoxic Event 2 (OAE2; SCHLANGER & JENKINS, 1976). This period has also traditionally been associated with one of the major episodes of global-scale organic carbon burial in Mesozoic marine environments (SCHLANGER *et al.*, 1987). According to the fossil record,

planktonic communities constituted of dinoflagellates were variously affected by oxygen-related environmental changes that occurred during the Late Cenomanian–Early Turonian interval. Diversified cyst assemblages have been recorded in various sections from North America (LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000) and Europe (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; PEARCE *et al.*, 2009), while other contemporary successions revealed either low recovery, low dinocyst diversity (JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; FITZPATRICK, 1995, 1996), or changes in the proportion of the main palynological components (HART *et al.*, 1991; DODSWORTH, 1996, 2004). In the Iberian Peninsula, numerous exposed successions, including the Cenomanian–Turonian boundary, have been described (FLOQUET, 1991). The Condemios, Fuentetoba and Tamajón from the Iberian Range and the Puente de Ibañeta sections from the Cantabrian Range were selected on the account of their accurate and detailed ammonite biostratigraphic zonation (BARROSO-BARCENILLA, 2006). From a paleogeographical point of view, the four selected sections described a distal to proximal trend in the depositional settings characterizing the wide carbonate platform, called the Castilian Platform (FLOQUET, 1998). Up to now, the data published about dinocyst assemblages from Spain are either scarce, contain a reduced number of samples (HERNGREEN, 1980; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), or focus on material from another sedimentary basin (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). In this context, this PhD Project represents the first study specifically centred on the systematics and palaeoecology of dinocysts from various Cenomanian–Turonian sections from N and centre of Spain. This PhD project has been carried out as part of three research projects (CGL2005-01765/BTE, CGL2008-03112/BTE and UCM-910431) and contributions of the Basler Stiftung für biologische Forschung (Switzerland) aiming to investigate Mesozoic paleobiological events.

The main objectives of this work entails:

1. Taxonomy, with the description and imaging of dinocyst specimens at the generic and specific levels including the elaboration of synonymy lists.
2. Biostratigraphy, with the elaboration of a regional biostratigraphical scheme based on dinocysts.
3. Taphonomy, with the characterization of taphonomical alterations showed by the recovered specimens.
4. Palaeoecology, with a special emphasis on i) the reconstruction of different dinocyst assemblages, ii) the autoecological preferences of the species that composed them, and iii) the characterization of the effects of OAE2 on them.
5. Palaeobiogeography, with the comparisons of the successions from the distinct sections with the contemporaneous assemblages recovered from other localities of Spain, western Europe and North America. The recognized palaeogeographical patterns are highlighted and contrasted to previously proposed cyst zonations.

2. ANTECEDENTES PALINOLÓGICOS

Son numerosos los trabajos que desde mediados del siglo pasado abordan el estudio de quistes de dinoflagelados presentes en materiales del Cenomaniense y del Turoniense. Con el objetivo de mostrar de forma ordenada los antecedentes publicados sobre este tema, se presentan por separado los datos correspondientes a las distintas cuencas. En Europa, se han diferenciado la Cuenca Anglo-parisina, las cuencas de Alemania y del Mar del Norte, las cuencas de Europa meridional (Aquitania, Vocontiana y Tethísica), la Cuenca de Bohemia y las cuencas de la Península Ibérica. En Norteamérica se han considerado los estudios realizados en el dominio del “Western Interior Seaway” y en el margen continental atlántico. También se ha considerado el dominio Tethysiano correspondiente al N de África y el NE de Brazil.

Los nombres de los taxones se utilizan completos siguiendo la nomenclatura propuesta por FENSOME *et al.* (2008b), FENSOME *et al.* (2009). En el capítulo “Paleontología sistemática”, con el fin de no hacer muy larga y densa la lectura de éste y de otros capítulos, se han omitido los autores originales de dichos taxones. Todos se han recogido en el Apéndice 1 que además incluye la relación completa de los taxones utilizados en esta memoria.

Las zonas palinológicas con interés bioestratigráfico citadas en este apartado se han utilizado en el mismo sentido que el autor original y, con el fin de evitar problemas de interpretación, los cambios taxonómicos posteriores que han afectado a las especies índice de zona se han indicado poniendo el nuevo nombre entre paréntesis [por ejemplo: Zona de *Hystrichosphaeridium siphoniphorum* (*al. Litosphaeridium siphoniphorum*)].

2.1. CUENCA ANGLO-PARISINA

El conocimiento de los dinoquistes del Cenomaniense–Turoniense de esta cuenca es muy amplio debido a un importante número de trabajos efectuados por micropaleontólogos alemanes, ingleses y franceses a partir del siglo XIX (MANTELL, 1850; DEFLANDRE, 1935, 1936). En estas publicaciones se abordaron tanto aspectos taxonómicos como bioestratigráficos y se establecieron los fundamentos palinológicos. Aunque desde entonces el número de estudios de este grupo ha sido prolijo, en este subapartado sólo se considerarán las publicaciones realizadas a partir de la segunda mitad del siglo XX, ya que es en ellas donde se puede encontrar unificados los criterios taxonómicos, bioestratigráficos y el mejor conocimiento de la ecología de los dinoflagelados, lo que permite realizar comparaciones con las asociaciones reconocidas en esta Tesis Doctoral. La mayor producción científica se centró en la década de los 90 del siglo pasado, pero el esfuerzo de investigación sobre este grupo de fósiles empezó muy pronto como puede verse en la Figura 2.1. Las treinta y tres publicaciones y cuatro Tesis Doctorales recopiladas se reparten de manera relativamente homogénea en el tiempo.

En Francia, FIRTION (1952) en una muestra del Cenomaniense inferior procedente del sondeo realizado en Nouvion-en-Thiérache, identificó cuatro especies de dinoquistes: *Spiniferites ramosus*, *Hystrichosphaeridium salpingophorum*, *Exochosphaeridium multifurcatum* y *Oligosphaeridium complex* y cinco años más tarde, VALENSI (1957) describió las asociaciones del Turoniense superior

de Grand Pressigny, reconociendo *Coronifera* cf. *oceanica*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Spiniferites ramosus* e *Hystrichosphaeridium tubiferum*.

En Inglaterra, COOKSON & HUGHES (1964) describieron las asociaciones de veintiocho muestras del albo-cenomaniense de los alrededores de Barrington (S de Inglaterra) constituidas por treinta y ocho especies, siete de las cuales se citaron por primera vez: *Apteodinium maculatum* subsp. *grande*, *Carpodinium obliquicostatum*, *Endoceratium dettmanniae*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Ovoidinium scabrosum*, *Ovoidinium verrucosum* y *Walldinium anglicum*.

DAVEY *et al.* (1966b) estudiaron un sondeo del Cenomaniense realizado en Fetcham Mill (S de Inglaterra) del que obtuvieron asociaciones con más de cien especies de dinoflagelados, que describieron atendiendo a sus características sistemáticas, bioestratigráficas y paleoecológicas. Posteriormente, CLARKE & VERDIER (1967) en el trabajo realizado sobre materiales del intervalo Cenomaniense-Campaniense de la Isla de Wight ratificaron los resultados obtenidos por DAVEY *et al.* (*op. cit.*) y, además, describieron asociaciones del Cenomaniense superior y del Turoniense inferior. Éstas se encontraban dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus*, *Oligosphaeridium complex*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Cyclonephelium distinctum*, *Exochosphaeridium majus* y *Sepispinula? huguoniotii*. La riqueza de estas asociaciones les permitió proponer la primera biozonación para el Cretácico Superior de Europa basada en la sucesión de especies de quistes de dinoflagelados. Así, los materiales del Cenomaniense superior fueron atribuidos a la "Zone of *Hystrichosphaeridium siphoniphorum*" (*al. Litosphaeridium siphoniphorum*), caracterizada por la presencia de *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Carpodinium obliquicostatum*, *Psaligonyaulax deflandrei*, *Microdinium setosum* y *Pterodinium cingulatum polygonale*.

DAVEY (1969a, 1970) profundizó en el estudio de materiales del Cenomaniense-Turoniense ampliando sus estudios al N de Francia y Norteamérica. Los resultados bioestratigráficos confirmaron los datos obtenidos por CLARKE & VERDIER (*op. cit.*) y describió siete nuevos géneros y treinta y cinco especies. DAVEY (1970), marcó el comienzo del Cenomaniense por la aparición de *Palaeohystrichophora infusorioides*, y el final por la desaparición de *Sepispinula? huguoniotii*, siendo *Epelidosphaeridia spinosa* una especie índice del Cenomaniense medio.

DAVEY & VERDIER (1973) realizaron una comparación de asociaciones del Albiense terminal-Cenomaniense inferior a partir de muestras procedentes de las cuencas Anglo-parisina y Vocontiana así como del estratotipo del Vraconiense que se encuentra en Suiza. Señalaron que las especies *Leberidocysta defloccata*, *Ovoidium verrucosum*, *Disphaeria munda* y *Canningia tortulosa* eran características del Albiense y no se encontraban en sedimentos cenomanienses. Las asociaciones descritas por COOKSON & HUGHES (1964) en Inglaterra fueron reinterpretadas por estos autores, quienes ratificaron una edad Albiense-Cenomaniense.

El conocimiento del Turoniense superior fue abordado por FOUCHER (1974). Los estudios palinológicos realizados en el afloramiento de Ruyaulcourt (N de Francia) le permitieron la descripción de ochenta y cuatro taxones, resaltando la gran abundancia de las especies *Achomosphaera ramulifera*, *Sepispinula? huguoniotii*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Pterodinium cingulatum cingulatum*, *Spiniferites ramosus*, *Odontochitina operculata* y *Oligosphaeridium complex*. FOUCHER & TAUGOURDEAU (1975) examinaron el contenido palinológico de los sedimentos albo-cenomanienses de Wissant, también del N de Francia, y reconocieron cuarenta y un géneros y setenta y tres especies de dinoquistes. El estudio cuantitativo reveló que *Achomosphaera ramulifera*, *Sepispinula? huguoniotii*, *Oligosphaeridium complex* y *Spiniferites ramosus ramosus* eran abundantes en las muestras del Albiense-Cenomaniense, lo mismo que en el Turoniense superior. Sin embargo, *Surculosphaeridium longifurcatum*, que también estaba muy bien representada, era característica de dicho intervalo. VERDIER (1975) realizó una síntesis bioestratigráfica a partir de los datos obtenidos por los dos autores anteriores.

FOUCHER (1976b) y FOUCHER & ROBASYNSKI (1977) describieron el contenido en dinoquistes de varios afloramientos de los alrededores de Beauvais (N de Francia) y de diversas

localidades de la Cuenca de Mons (Bélgica), señalando que las muestras correspondientes al Turoniense superior estaban dominadas por *Achomosphaera ramulifera*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Spiniferites ramosus* subsp. DAVEY & VERDIER (1976) analizaron las asociaciones palinológicas en un sondeo del Turoniense de los alrededores de Loffres (N de Francia) y de varias localidades del E Inglaterra, describiendo un nuevo género y cinco nuevas especies, y señalando la desaparición de *Florentinia mantellii* en el Turoniense inferior y de *Florentinia laciniata* en el Turoniense medio.

FAUCONNIER (1979) en un estudio sedimentológico y palinológico de doscientas ochenta muestras del intervalo Albiense inferior-Cenomaniense inferior en la sección de Wissant y de trece sondeos del N de Francia, identificó la aparición de treinta especies y la desaparición de nueve en el Albiense superior, mientras que en el Cenomaniense inferior no encontró especies nuevas. Asimismo, señaló la abundancia de *Palaeohystrichophora infusorioides* en algunos tramos del Cenomaniense inferior correspondientes a áreas geográficas restringidas. Según esta autora, el potencial valor bioestratigráfico de la abundancia relativa de especies de dinoquistes en sedimentos antiguos debía ponderarse en función del contexto sedimentológico y paleogeográfico de procedencia.

FOUCHER (1979a) publicó un inventario taxonómico de los cincuenta y cuatro géneros y ciento dos especies de dinoquistes identificados en la sección del Cap Blanc-Nez (N de Francia). Las especies más abundantes eran *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus* subsp., *Achomosphaera ramulifera*, *Downiesphaeridium armatum*, *Sepispinula? huguoniotii*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata*, *Oligosphaeridium complex*, *Pterodinium cingulatum cingulatum* y, en menor proporción, *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Exochosphaeridium arnace*, *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Heterosphaeridium heteracanthum*, *Kleithriasphaeridium loffrense* y *Trichodinium castanea*. Un año más tarde, el mismo autor (en ROBASYNSKI *et al.*, 1980) extendió el trabajo a varios afloramientos del Turoniense del N de Francia. Destacó la importancia de las especies *Cyclonephelium membraniphorum* y *Cyclonephelium distinctum* en el Cenomaniense superior y Turoniense inferior basal y estableció una biozonación para el área de estudio definiendo tres zonas para el intervalo Cenomaniense-Turoniense.

1- Zona de intervalo de *Litosphaeridium siphoniphorum* que comprende desde la aparición de esta especie en el Albiense superior hasta la aparición de *Florentinia ferox* en la parte superior del Cenomaniense medio. Aparecen las especies *Exochosphaeridium arnace*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Odontochitina costata*, *Microdinium reticulatum*, *Rhiptocorys veligera*, *Achomosphaera sagena*, *Leberidocysta defloccata*, *Cyclonephelium hughesii*, *Canningia torulosa*, *Ovoidinium verrucosum* y *Florentinia deanei*. Las tres últimas sólo se encuentran en la parte inferior de la zona.

2- Zona de intervalo de *Florentinia ferox* comienza con la aparición *Florentinia ferox* y termina con la de *Senoniasphaera rotundata*. En esta zona, en la última parte del Cenomaniense superior se registran por última vez *Microdinium reticulatum*, *Dapsilidinium laminaspinosum*, *Carpodinium obliquicostatum*, *Exochosphaeridium arnace*, *Litosphaeridium siphoniphorum* y

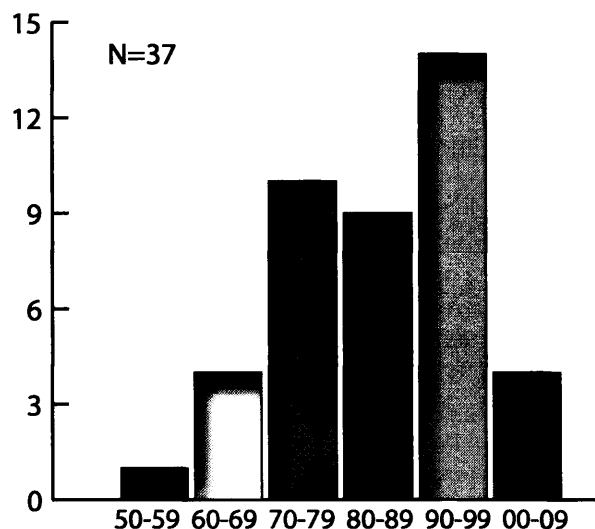


Figura 2.1. Número de trabajos realizados, por décadas, en la Cuenca Anglo-parisina. N: número total de trabajos.

Figure 2.1. Number of published works per decades for the Anglo-Paris Basin. N: total.

Leberidocysta defloccata.

3- Zona de intervalo de *Senoniasphaera rotundata*” comienza en el Turoniense inferior y acaba con la aparición de *Senoniasphaera protrusa* que indica el comienzo del Santoniense. Según el autor, esta zona se corresponde con la expansión de *Heterosphaeridium difficile*, *Florentinia buspina* y *Florentinia? torulosa*.

ROBASZYNSKI *et al.* (1982) realizaron un estudio micropaleontológico y sedimentológico de varios afloramientos y de un sondeo del Cenomaniense–Turonense localizados en los alrededores de Saumur y Tour (O de Francia). Las asociaciones de dinoquistes del Cenomaniense estaban integradas por *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Dimnogymnium* sp., *Ellipsodinium rugulosum*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Florentinia ferox*, *Florentinia laciniata*, *Heterosphaeridium* cf. *difficile*, *Kleithriasphaeridium* cf. *readei*, *Kiokansium unituberculatum*, *Microdinium? crinitum*, *Protoellipsodinium* spp., *Trichodinium* cf. *castanea*, *Pterodinium? pterotum*, *Psaligonyaulax deflandrei*, *Rhiptocorys veligera*, *Spiniferites ramosus reticulatus* y *Tanyosphaeridium variecalamum*. Las asociaciones del Turoniense que eran más pobres, estaban caracterizadas por *Apteodinium deflandrei*, *Batiacasphaera euteiches*, *Cassiculosphaeridia* sp., *Dapsilidinium laminaspinosum*, *Exochosphaeridium multifurcatum*, *Florentinia clavigera*, *Hystrichostrogylon membraniphorum*, *Oligosphaeridium pulcherrimum* y *Pterodinium cingulatum cingulatum*.

FAUCONNIER (1985) publicó los resultados palinológicos de dos sondeos (Sites 549 y 550, LEG DSDP-80) realizados en el Atlántico del Norte, al O de la costa francesa. Los materiales atribuidos al Cenomaniense estaban caracterizados por la abundante presencia de *Cyclonephelium distinctum*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Odontochitina operculata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Pterodinium cingulatum* y *Spiniferites ramosus*.

TOCHER (1984) en su Tesis Doctoral estudió el contenido en dinoquistes de doscientos cuarenta niveles del Cenomaniense–Turonense de diecisiete secciones del S de Inglaterra y NO de Francia. Los resultados fueron publicados en TOCHER & JARVIS (1987, 1994a, 1994b, 1996), JARVIS *et al.* (1988a, 1988b) y LEARY *et al.* (1989).

TOCHER & JARVIS (1987) analizaron cuatro secciones de los alrededores de Beer (SO de Inglaterra). Concretamente, en la sucesión de Beer Road de edad Turoniense inferior–Turonense medio reconocieron sesenta y nueve taxones entre los que dominaban *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Cyclonephelium distinctum*, *Oligosphaeridium complex*, *Spiniferites ramosus*, *Hystrichosphaeridium recurvatum*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Trichodinium castanea*, *Odontochitina operculata* y *Odontochitina costata*; en la sección de The Hall, de edad similar, identificaron cincuenta y siete taxones y asociaciones menos diversas y cualitativamente diferentes dominadas por *Cyclonephelium distinctum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Hystrichodinium pulchrum* e *Impletosphaeridium clavulum*. Asimismo, las secciones de Hooken Cliff y Beer Quarries muestran asociaciones con una diversidad más baja, hallándose dominadas por *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Odontochitina costata*, *Oligosphaeridium complex* e *Hystrichosphaeridium recurvatum*. Según estos autores, los géneros *Achomosphaera*, *Florentinia* y *Microdinium* están relacionados con ambientes abiertos.

TOCHER (en JARVIS *et al.*, 1988a) amplió el estudio a la sección de Hooken Cliff con un muestreo más completo que incluía el tránsito Cenomaniense/Turonense. Las asociaciones del Cenomaniense superior estaban caracterizadas por la dominancia de *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium compactum*, *Oligosphaeridium complex*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata* y *Spiniferites ramosus*, y la presencia de *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Cribroperidinium exilicristatum*. Por el contrario, los niveles del tránsito Cenomaniense/Turonense, que corresponden a la zona de foraminíferos *Whiteinella archeocretacea*, presentaban un menor número de especies y en ellos tiene lugar la desaparición temporal de *Palaeohystrichophora infusorioides*. También indicó que las asociaciones del Turoniense

inferior de la sección de Hooken Cliff estaban caracterizadas por especies que se encuentran también en sedimentos del Cenomaniense. Posteriormente, TOCHER (en JARVIS *et al.*, 1988b; en LEARY *et al.*, 1989) extendió los trabajos sobre el tránsito Cenomaniense–Turonense hasta los alrededores de Dover (SE de Inglaterra). Las treinta y nueve muestras analizadas revelaron la presencia de asociaciones poco diversas dominadas por *Oligosphaeridium complex*, *Odontochitina operculata*, *Odontochitina costata*, *Cyclonephelium distinctum* y *Batiacasphaera euteiches* y entre las que no se identificaron ni *Palaeohystrichophora infusorioides* ni *Spiniferites ramosus*. Además, estableció tres zonas palinológicas:

- La zona 1 se corresponde con la Formación Abbot's Cliff Chalk. Presenta las asociaciones más diversas, dominadas por las especies *Oligosphaeridium complex*, *Odontochitina operculata*, *Odontochitina costata*, *Cyclonephelium distinctum* y *Batiacasphaera euteiches*.

- La zona 2, que incluye el tránsito Cenomaniense–Turonense, coincide con la Formación Plenus Marl, y está caracterizada por una drástica disminución de la abundancia de dinoquistes que coincide con un incremento de *Kallosphaeridium? ringnesiorum*.

- La zona 3 se corresponde con la Formación de Dover Chalk del Turonense, y se caracteriza por una recuperación gradual en la abundancia de dinoquistes.

DRUGG & HABIB (1988), en un estudio bioestratigráfico del sondeo realizado en el O de Península Ibérica en el marco del *Ocean Drilling Project* (Sites 638 y 641, LEG 103), reconocieron la presencia de *Chatangiella* sp., *Codoniella psygma*, *Odontochitina operculata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Protoellipsodinium* sp. y *Pterodinium cingulatum* en los materiales atribuidos al Cenomaniense–Turonense.

AZÉMA *et al.* (1990) describieron el material palinológico de varios afloramientos localizados cercanos a Chatelleraut (O de Francia), identificando cincuenta y una especies de dinoflagelados entre las que abundaban *Achomosphaera ramulifera*, *Cassiculosphaeridia reticulata*, *Cleistosphaeridium diversispinosum*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Exochosphaeridium majus*, *Florentinia mantellii*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Kiokansium unituberculatum*, *Microdinium? crinitum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Pervosphaeridium truncatum*, *Spiniferites ramosus* y *Surculosphaeridium longifurcatum*.

DUANE (1992) y FITZPATRICK (1992), en sus respectivos trabajos de Tesis Doctoral, analizaron los dinoquistes procedentes de materiales del Cenomaniense–Turonense de varias secciones del S de Inglaterra. Los resultados obtenidos por DUANE fueron publicados en HART *et al.* (1991, 1993) y PAUL *et al.* (1994), mientras que los de FITZPATRICK (1995, 1996) se expusieron en dos artículos de índole bioestratigráfica y paleoecológica. Las asociaciones de la sección de South Ferriby (HART *et al.*, 1991, 1993) se diferenciaban de las otras sucesiones reconocidas en las dos Tesis mencionadas, por ser mucho menos diversas y estar caracterizadas por el complejo *Cyclonephelium compactum*-*Cyclonephelium membraniphorum* y el quiste peridinioido *Eurydinium saxoniense*. DUANE (*op. cit.*), de acuerdo con MARSHALL & BATTEN (1988), interpretó esta asociación como característica de condiciones de estrés ambiental.

DUANE en PAUL *et al.* (*op. cit.*) presentó los resultados de la sección de Abbot's Cliff, que ya había sido objeto de trabajos previos (TOCHER, 1984; JARVIS *et al.*, 1988b), describiendo con detalle los materiales del intervalo Cenomaniense inferior-Cenomaniense medio e identificando asociaciones con gran riqueza taxonómica (ochenta y tres especies), dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Sepispinula? huguoniotii*.

TOCHER & JARVIS (1994a) realizaron el estudio sedimentológico y palinológico de sedimentos carbonáticos del intervalo Cenomaniense inferior-Cenomaniense medio de dos canteras localizadas cerca de Fumichon (NO de Francia), reconociendo cuarenta y siete especies entre las que dominaban *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium compactum*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Hystrichosphaeridium tubiferum*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata* y *Oligosphaeridium complex*. Estos autores (TOCHER & JARVIS, 1994b) también publicaron el análisis

sobre la sección del Turoniense inferior de Port (NO de Francia), cuya parte inferior proporcionó asociaciones ricas en especies, dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Spiniferites* spp. y, por el contrario, en las asociaciones de la parte superior de la sección detectaron un incremento de *Cyclonephelium distinctum*. TOCHER & JARVIS (1995) en las dieciocho muestras procedentes de Duneau y Saint Sylvestre de Cormeille (NO France), que incluían el tránsito Cenomaniense–Turoniense, reconocieron treinta ocho especies y asociaciones con una baja diversidad. Las asociaciones cenomanienses de Saint Sylvestre de Cormeille caracterizadas por la abundancia de *Odontochitina costata* y *Odontochitina operculata*, eran muy similares a las descritas en la sección de Hooken Cliff (TOCHER, 1984; TOCHER & JARVIS, 1987; JARVIS *et al.*, 1988b); sin embargo, las asociaciones del Turoniense de ambas secciones estaban dominadas por *Cyclonephelium distinctum*, *Hystrichosphaeridium bowerbankii*, *Odontochitina operculata* y *Oligosphaeridium complex*. En las dos secciones francesas, no se identificó el descenso en la diversidad reconocido en Hooker Cliff (JARVIS *et al.*, 1988b) y Abbot's Cliff (JARVIS *et al.*, 1988a).

FITZPATRICK (1995, 1996) publicó un amplio trabajo efectuado a partir de las asociaciones reconocidas en doscientas setenta y siete muestras procedentes de varias secciones de la Isla de Wight, Sussex y Dover, agrupando los taxones de acuerdo con el sistema morfológico de EVITT (1985). Las asociaciones encontradas en las secciones de Dover (Cenomaniense superior–Coniaciense) eran pobres y estaban dominadas por *Cyclonephelium distinctum* y *Oligosphaeridium complex* en el Cenomaniense superior–Turoniense inferior y por *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Cyclonephelium distinctum*, *Senoniasphaera rotundata*, *Hystrichosphaeridium bowerbankii* y *Pervosphaeridium* sp. cf. *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* en el Turoniense medio-superior; las del Cenomaniense de Sussex estaban dominadas por *Cyclonephelium membraniphorum*, *Heterosphaeridium difficile*, *Heterosphaeridium heteracanthum*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata*, mientras que las del Turoniense lo estaban por *Cyclonephelium distinctum*, *Senoniasphaera rotundata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Batiacasphaera euteisches*, *Oligosphaeridium complex*, y por último, las secciones del Turoniense de la Isla de Wight presentaban un gran número de especies de los géneros *Cyclonephelium*, *Heterosphaeridium* y *Odontochitina*.

Los resultados cuantitativos obtenidos por FITZPATRICK (1995, 1996) en las secciones de Dover ofrecieron unos resultados similares a los de TOCHER (1984), TOCHER & JARVIS (1987) y TOCHER (en JARVIS *et al.*, 1988b, en LEARY *et al.*, 1989). Sin embargo, la sucesión descrita por FITZPATRICK (*op.cit.*), que abarcaba hasta el Coniaciense, permitió documentar con mayor precisión la recuperación de las asociaciones de dinoflagelados a lo largo del Turoniense. Es decir, se registró un incremento en la riqueza de dinoquistes así como la aparición de *Spiniferites* spp. y *Palaeohystrichophora infusorioides*, ausentes en el Cenomaniense terminal–Turoniense inferior basal. De manera similar, los datos obtenidos por este autor en la Isla de Wight, sirvieron para ampliar significativamente el conocimiento sobre el Turoniense inferior cuyos estudios ya habían sido iniciados por CLARKE & VERDIER (1967) y DAVEY (1969a, 1970).

Desde un punto de vista biostratigráfico distinguió tres biozonas:

- La "Palynozona 1", cuyo límite inferior se sitúa en el Cenomaniense, con la aparición de *Heterosphaeridium difficile*, *Senoniasphaera rotundata* y *Florentinia buspina* y el superior en el Turoniense inferior. En esta biozona se han reconocido especímenes atribuidos por MARSHALL & BATTEN (1988) a *Litosphaeridium* sp. A.

- La "Palynozona 2", comienza en la parte terminal de la Zona *M. labiatus* y está caracterizada por la primera aparición de la especie *Florentinia? torulosa* y por la gran abundancia de *Cyclonephelium distinctum* y *Heterosphaeridium difficile*. La biozona termina en el Turoniense medio.

- La "Palynozona 3", de edad comprendida entre el Turoniense medio alto–Senoniense, está caracterizada por la desaparición de *Scriniodinium campanula*, e incluye el acmé de *Senoniasphaera rotundata*.

Los datos aportados por TOCHER & JARVIS (1996) sobre el Albiense-Cenomaniense de la sección de Cordebugle (NO de France) y la de Lewes (S de Inglaterra), indican la presencia de una mayor abundancia de dinoquistes en la sección inglesa. Los datos obtenidos eran similares a los que publicó FITZPATRICK (*op. cit.*) en localidades cercanas, aunque las asociaciones determinadas tanto en Lewes como en Cordebugle están caracterizadas por la presencia de *Ovoidinium verrucosum verrucosum*, *Ovoidinium scabrosum*, *Sepispinula? ambigua*, *Oligosphaeridium complex*, *Cyclonephelium distinctum* y *Downiesphaeridium armatum*. Las dos primeras especies se encuentran restringidas al Albiense y Cenomaniense basal.

DODSWORTH (1996) describió las asociaciones de doce muestras procedentes de una columna levantada a partir de diferentes niveles de la Fm Plenus Marls que afloran en las localidades inglesas de Flixton, Market Weighton y South Ferriby. Estos resultados fueron comparados con asociaciones estratigráficamente equivalentes de Estados Unidos, Alemania y Ucrania. De este modo, pudieron identificar más de sesenta taxones entre los que dominaban *Cyclonephelium compactum*, *Eurydinium saxoniense*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Spiniferites* spp. DODSWORTH (2000) estudió la sección del Cenomaniense-Turonense de Lulworth (S de Inglaterra) y encontró asociaciones con una elevada diversidad y dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Spiniferites ramosus*. Asimismo, señaló en el Cenomaniense superior el último registro de *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Wrevittia cassidata* y *Microdinium setosum*.

PEARCE (2000) en su Tesis Doctoral, analizó varias secciones del Cenomaniense-Campaniense del S de Inglaterra. Sus conclusiones fueron posteriormente publicadas en dos trabajos de índole geoquímica y palinológica (PEARCE *et al.*, 2003, 2009). En el primero, se presentó la sucesión de dinoflagelados de un sondeo del Cenomaniense terminal-Coniaciense superior realizado en Banterwick Barn (S Inglaterra). Las asociaciones del intervalo Cenomaniense terminal-Turonense basal resultaron muy pobres en dinoquistes aunque incluían las especies *Sentusidinium* sp. A, *Downiesphaeridium multispinosum*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata*, *Batiacasphaera euteiches*, *Oligosphaeridium complex*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Cyclonephelium distinctum*, *Heterosphaeridium difficile*, *Heterosphaeridium heteracanthum* y *Senoniasphaera rotundata*, realizando estudios estadísticos multivariantes para determinar las afinidades paleoambientales de las especies identificadas. En la segunda de las publicaciones se dieron los datos correspondientes a treinta y nueve muestras de la sección de Gun Gardens, Eastbourne (S Inglaterra) y constituía una ampliación del trabajo realizado previamente por TOCHER (1984) y FITZPATRICK (1995, 1996). De acuerdo con PEARCE *et al.* (2009), la diversidad de dinoquistes era muy elevada, habiéndose identificado ciento veintiséis taxones. Las asociaciones estaban dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Spiniferites ramosus*, las especies *Downiesphaeridium armatum*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Hystrichostrogylon membraniphorum*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Pterodinium cingulatum*, *Pterodinium? pterotum*, *Chlamidophorella? ambigua* y *Trichodinium castanea* que estaban bien representadas en los materiales de la Fm Plenus Marl. La relación peridinioideos/goniaulacoideos les sirvió para determinar la productividad planctónica.

2.2. CUENCAS DE ALEMANIA Y DEL MAR DEL NORTE

Las investigaciones sobre dinoflagelados del Cenomaniense-Turonense comenzaron casi paralelamente a los de la Cuenca Anglo-parisina, publicándose la mayor parte de los trabajos entre 1983 y 1995. En este trabajo, se han considerado un total de 13 trabajos incluyendo una Tesis Doctoral (Fig. 2.2).

En Alemania, ALBERTI (1959, 1961) describió el contenido palinológico de materiales turonienses de los sondeos de Pirna y Waddekath realizados en los alrededores de Dresden y

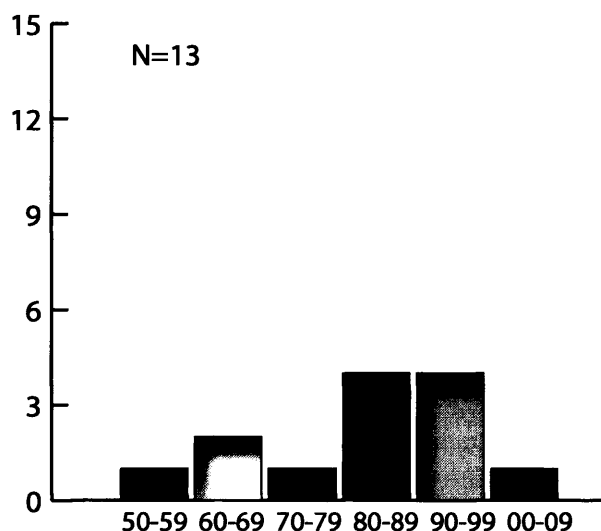


Figura 2.2. Número de trabajos realizados, por décadas, en las cuencas de Alemania del Mar del Norte. N: número total de trabajos.

Figure 2.2. Number of published works per decades for the German and North Sea basins. N: total.

Hannover, respectivamente. Concretamente, estudió treinta y un géneros y setenta y tres especies y realizó la descripción de once nuevas especies que originalmente habían sido atribuidas al género *Deflandrea*. Más adelante, en el Turoniense de Magnuszew (E Polonia), GÓRKA (1963) identificó asociaciones de dinoquistes dominadas por *Achomosphaera ramulifera*, *Impletosphaeridium polytrichum*, *Criboperidinium edwardsii*, *Spiniferites ramosus*, *Hystrichosphaeridium tubiferum* y *Odontochitina costata*.

HERNGREEN (1978) hizo un trabajo bioestratigráfico sobre el intervalo Albiense-Turoniense de sondeos realizados en la parte holandesa de la Plataforma del Mar del Norte. Sus resultados ratificaron los obtenidos en la Cuenca Anglo-parisina por VERDIER (1975) y FOUCHER & TAUGOURDEAU (1975).

TOCHER (en PACKER *et al.*, 1987) estudió los dinoquistes de varias secciones de la isla de Bornholm (S de Suecia) reconociendo especies típicas del Cenomaniense y Turoniense inferior como *Criboperidinium exilicristatum*, *Epelidosphaeridia spinosa* y *Litosphaeridium siphoniphorum*, así como especies más modernas como *Chatangiella tripartita*, *Dinogymnium acuminatum* y *Senoniasphaera rotundata*. De acuerdo con este autor, aunque hay indicios de reelaboración, se puede inferir una edad Cenomaniense medio-Turoniense superior o, tal vez, Coniaciense inferior para estas secciones.

FECHNER (1989) amplió su estudio previo realizado sobre materiales franceses (FECHNER, 1985) con diecinueve muestras procedentes de la sección Albiense-Cenomaniense de Ruthien (Alemania). Las asociaciones reconocidas estaban dominadas por *Epelidosphaeridia spinosa*, *Chlamydophorella nyei*, *Cyclonephelium distinctum*, *Spiniferites* spp., *Odontochitina operculata* y *Exochosphaeridium* spp.

MARSHALL (1983) en su Tesis Doctoral describió asociaciones de dinoquistes de varias secciones de Alemania e Inglaterra, que fueron publicados por MARSHALL & BATTEN (1988) y BATTEN & MARSHALL (1991) ampliando los datos bioestratigráficos. Así, en las secciones del Cenomaniense-Turoniense de Misburg y de Wunstorf (Baja Sajonia, NO de Alemania) identificaron cincuenta y nueve taxones (MARSHALL & BATTEN, 1988) que permitieron definir tres asociaciones palinológicas:

- La primera, dominada por *Spiniferites* spp., contiene también abundantes *Palaeohystrichophora infusorioides* y frecuentes *Pterodinium cingulatum cingulatum*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Odontochitina costata* y *Odontochitina operculata*. Se interpretó como típica de un medio marino abierto.

- La segunda estaba caracterizada por *Cyclonephelium compactum*-*Cyclonephelium membraniphorum* y *Eurydinium saxoniense* y, en menor proporción, por *Spiniferites* spp., *Florentinia* spp. y *Pervosphaeridium* spp. Corresponde a medios restringidos con condiciones anóxicas.

- Y por último, estableció una asociación con características intermedias entre las dos anteriores.

También en dicha Tesis Doctoral, se analizaron las asociaciones procedentes de un bloque carbonático rico en materia orgánica procedente de la Isla de Helgoland (N de Alemania).

Aunque su posición paleogeográfica era incierta, la presencia de inocerámidos permitió atribuir estos materiales al Turoniense inferior (BATTEN & MARSHALL, 1991). La asociación palinológica mejor representada era la segunda y, por ello, interpretó que estos materiales se debieron depositar en un medio anóxico.

PRÖSSL (1990) estudió los dinoquistes de un sondeo realizado en los alrededores de Beddingen, cerca de Hannover (NO de Alemania), identificando trescientas especies y realizando una propuesta de biozonación para el intervalo Hauteriviense inferior-Turoniense superior. Las asociaciones del Cenomaniense estaban dominadas por *Chlamydophorella ambigua*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Palaeohystrichophora cheit* y, en menor medida, por *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Leberidocysta chlamydata*. Por otra parte, las del Turoniense exhibían patrones de abundancia similares para las dos primeras especies, pero las dos últimas estaban reemplazadas por *Ascodinium parvum* y *Palaeoperidinium cretaceum*.

KIRSCH (1991) en un trabajo del S de Alemania sobre materiales correspondientes a un intervalo temporal muy amplio (Turoniense superior-Paleoceno), reconoció la presencia de *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Trichodinium castanea*, *Cribroperidinium wilsonii*, *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Canningia senonica*, *Cyclonephelium distinctum* e *Hystrichodinium pulchrum* en los materiales del Turoniense superior.

COSTA & DAVEY (1992) efectuaron un estudio bioestratigráfico en el que recopilieron datos no publicados de la cuenca del Mar del Norte, señalando que *Epelidosphaeridia spinosa* y *Endoceratium dettmanniae* se encontraban en el intervalo estratigráfico comprendido entre el Albiense Superior y la parte inferior del Cenomaniense superior; que *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Apteodinium granulatum*, *Sepispinula? huguoniotii*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Cribroperidinium edwardsii* y *Wrevittia cassidata* desaparecían a lo largo del Cenomaniense; y que *Heterosphaeridium? heteracanthum*, *Isabelidium magnum*, *Palaeoperidinium pyrophorum* y *Trithyrodinium suspectum* tenían su primera aparición en el Cenomaniense superior.

FECHNER (1995) describió el contenido palinológico de un conglomerado de edad Cenomaniense procedente de los alrededores de Bochum (NO de Alemania), reconociendo cuarenta y ocho dinoquistes y describiendo varias palinofacies dominadas por acritarcos.

Recientemente, PRAUSS (2006) volvió a estudiar la sección de Wunstorf utilizando datos bioestratigráficos más precisos. Describió en la parte inferior de la Zona *Metoicoceras geslinianum* un intervalo estéril compuesto por carbonatos en el que la presencia de belemnites, particularmente de *Actinocamax plenus*, le permitió relacionarlo con la excursión positiva global de $\delta^{13}\text{C}$ que caracteriza el CTBE. Además, distinguió tres intervalos estratigráficos, uno denominado pre-“Plenus Bed” en la parte inferior de la sección, otro post-“Plenus Bed” en la parte superior, que se encuentran separados por el “Plenus Bed” carbonático. Los niveles de primer intervalo estaban caracterizados por asociaciones muy ricas con altos porcentajes de quistes corados (*Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Oligosphaeridium* spp., *Florentinia* spp., *Hystrichodinium* spp....) y, localmente, (nivel “Chondrites II”) por la presencia de numerosos y a veces dominantes peridinioideos como *Palaeohystrichophora infusorioides*, *?Ginginodinium* sp., *Subtilisphaera* spp., *Eurydinium* sp. y los denominados “Cyst form A” en MARSHALL & BATTEN (1988), siendo las dos primeras especies las más abundantes. Por el contrario, los niveles del intervalo post-“Plenus Bed” están caracterizado por asociaciones pobres con una gran representación de *Cyclonephelium* spp. y prasinofitos.

2.3. CUENCA DE BOHEMIA Y CUENCAS ADYACENTES

En estas áreas, la investigación sobre quistes de dinoflagelados empezó en los años sesenta (Fig. 2.3); sin embargo, el número de publicaciones dedicadas a materiales del Cenomaniense y Turoniense se incrementó a partir de la década de los noventa gracias a las

aportaciones de SVOBODOVÁ.

BALTES (1963, 1966), en un estudio palinológico preliminar sobre materiales de esta edad procedentes de la parte rumana de la Cuenca Moesiana, describió asociaciones caracterizadas por *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Florentinia stellata*, *Microdinium* spp. e *Isabelidinium acuminatum*. En varios afloramientos del O de Rumania (Montes Metaliferi), ANTONESCU (1973, 1974) identificó una palinozona con *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Sepispinula? huguoniotii* y *Heterosphaeridium heteracanthum* en el Albiense terminal–Cenomaniense inferior, muy diferente a la que correspondía al Cenomaniense medio–Turonense inferior caracterizada por *Isabelidinium belfastense*, *Chatangiella tripartita*, *Heterosphaeridium heteracanthum* y *Odontochitina* spp. y *Dinogymnium* sp.

En la cuenca de Bohemia, SVOBODOVÁ (1990) describió dos muestras recogidas en la localidad de Skalka (República Checa) que fueron atribuidas al Turonense inferior. Se identificaron trece especies de dinoquistes entre los que destacaban *Barbatacysta* cf. *verrucosa*, *Cyclonephelium compactum*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Pervosphaeridium cenomaniense*, *Florentinia mantellii*, aff. *Florentinia deanei*, *Heterosphaeridium heteracanthum*, *Homotryblium tenuispinosum*, *Microdinium ornatum*, *Odontochitina operculata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus* y *Spiniferites* sp. Posteriormente, la misma autora (en ŽITĚT *et al.*, 1997) describió asociaciones del Cenomaniense–Turonense en Velim (República Checa) e identificó treinta y un taxones de dinoquistes, describiendo una especie nueva, y señaló el dominio de *Palaeohystrichophora infusorioides* en las asociaciones del Cenomaniense superior–Turonense basal.

SVOBODOVÁ (1997) publicó los resultados palinológicos de siete sondeos del Cenomaniense realizados en el SE de la Cuenca de Bohemia. Entre las especies determinadas destacó, por su abundancia, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites* spp., *Stiphrosphaeridium dictyophorum*, *Cyclonephelium? attadalicum*, *Subtilisphaera perlucida*, *Florentinia deanei* y *Litosphaeridium* sp.

SVOBODOVÁ *et al.* (1998) estudiaron la sección checa del Cenomaniense–Turonense de Pecínov (República Checa), haciendo una comparación con los datos obtenidos en Vergons (SE de Francia) (COURTINAT *et al.*, 1991). Así, en la República Checa, el intervalo correspondiente a la zona *A. jukesbrownei* reveló asociaciones con dinoquistes rotos, acritarcos y prasinofitos; el de la Zona *C. naviculare* presentó asociaciones dominadas por palinomorfos terrestres con *Surculosphaeridium* y *Palaeohystrichophora*, y el de las zonas *M. geslinianum* y *N. juddii* estaban caracterizado por formas marinas, siendo *Oligosphaeridium*, *Achomosphaera* y *Odontochitina operculata* abundantes en la parte inferior, mientras que *Spiniferites*, *Cyclonephelium* y *Exochosphaeridium* lo eran en la superior. El Turonense inferior estaba caracterizado por un 75% de formas marinas entre las que destacaban *Exochosphaeridium phragmites* y *Palaeohystrichophora infusorioides*.

SVOBODOVÁ (en ŽITĚT *et al.*, 1999) presentó el análisis de sedimentos del Cenomaniense superior del NO de Praga en el que mostraba la abundancia de *Subtilisphaera* y *Odontochitina*

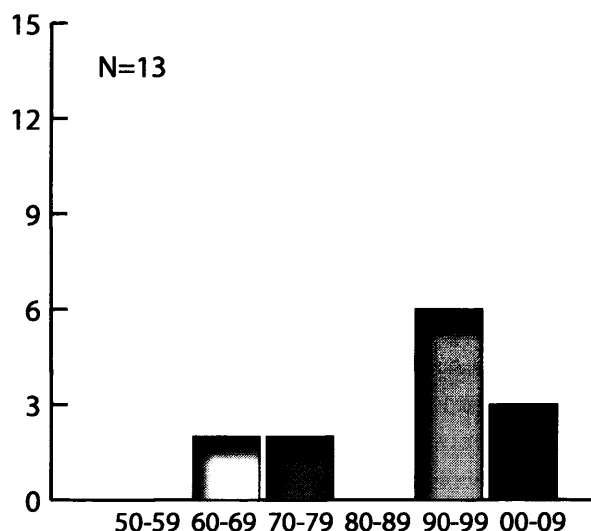


Figura 2.3. Número de trabajos realizados, por décadas, en la Cuenca de Bohemia y cuencas adyacentes. N: número total de trabajos.

Figure 2.3. Number of published works per decades for the Bohemian and adjacent Basins. N: total.

operculata. Por su parte, SKUPIEN (1999) muestreó dos secciones de los Cárpatos Occidentales (E de la República Checa) reconociendo cuarenta y tres taxones entre los que dominaban *Achomospaera*, *Oligosphaeridium* y *Spiniferites*. De acuerdo con este autor, la presencia de varias especies de *Chatangiella* e *Isabelidinium*, anteriormente documentadas por ANTONESCU (1974), indica la existencia de relaciones entre la Cuenca de Bohemia y la Bioprovincia Boreal.

DODSWORTH (2004) publicó los resultados palinológicos de un sondeo realizado cerca de la localidad de Aksudere (Crimea) que incluía el tránsito Cenomaniense/Turonense. Las asociaciones estaban dominadas por *Cyclonephelium membraniphorum* y *Trithyrodinium suspectum ukrainense*. Este autor precisó que los sedimentos con un alto contenido en materia orgánica contenían una gran abundancia de prasinófitos.

SVOBODOVÁ (en ČECH *et al.*, 2005) en su estudio sobre sedimentos cenomanienses de varios sondeos realizados al E de Praga, identificó catorce taxones entre los que abundaban *Spiniferites ramosus*, *Cyclonephelium distinctum* y *Epelidosphaeridia spinosa*. El reconocimiento de esta última especie en este intervalo es significativo porque confirma su presencia en el Cenomaniense superior. Recientemente, SVOBODOVÁ (en ŽITT *et al.*, 2006) describió la sucesión palinológica del Cenomaniense–Turonense de Chrtníky (NE de la República Checa) que destaca por la gran abundancia de dinoquistes que contiene, siendo *Palaeohystrichophora infusorioides* la especie más representativa de las asociaciones y, en menor medida, *Achomospaera ramulifera* y *Spiniferites ramosus*.

2.4. CUENCAS DE EUROPA MERIDIONAL

En comparación con la Cuenca Anglo-parisina, el Cenomaniense–Turonense de Europa meridional ha dado lugar a un número reducido de publicaciones sobre dinoflagelados (Fig. 2.4). La mayoría de los siete trabajos recopilados para la realización de esta Tesis Doctoral han sido publicados a partir de 1980.

SERPAGLI (1964) describió asociaciones de dinoquistes del Cenomaniense–Turonense en los Apeninos (N de Italia), identificando nueve especies entre las que encuentran *Cometodinium whitei*, *Deflandrea* sp., *Exochosphaeridium multifurcatum*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Odontochitina operculata*, *Oligosphaeridium complex*, *Raetiaedinium truncigerum* y *Spiniferites ramosus*.

DEÁK & COMBAZ (1967), en la Cuenca de Aquitania, describieron diferentes palinofloras de un sondeo Albiense–Cenomaniense realizado en Saint-Romain-de-Benêt (SO de Francia), documentando la presencia de once especies entre las que destacaban por su abundancia *Spiniferites ramosus*, *Oligosphaeridium complex* y *Cribopteridinium? edwardsii*.

AZÉMA *et al.* (1981) en el intervalo Cenomaniense–Turonense de Notre Dame de Riez reconocieron asociaciones dominadas por *Spiniferites ramosus*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Impletosphaeridium clavulum* y *Achomospaera ramulifera*. Más tarde, en el estudio palinológico de varios afloramientos y sondeos cenomanienses próximos a la

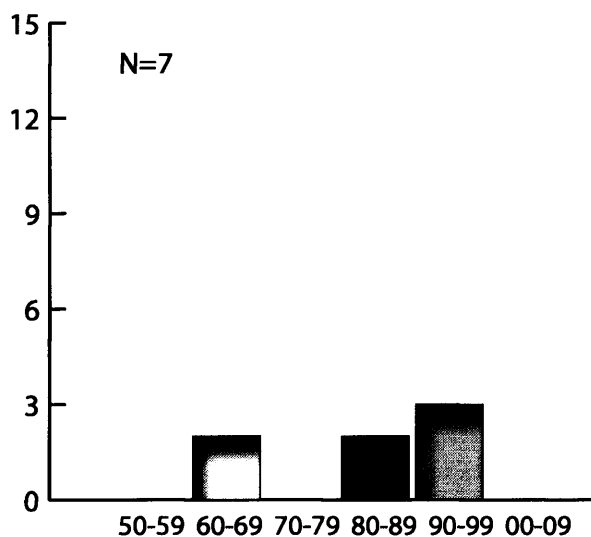


Figura 2.4. Número de trabajos realizados, por décadas, en las cuencas de Europa meridional. N: número total de trabajos.

Figure 2.4. Number of published works per decades for the south European basins. N: total.

localidad de Angoulême (O de Francia), AZÉMA *et al.* (1990) identificaron cuarenta y cinco especies de dinoflagelados, indicando que *Cleistosphaeridium diversispinosum*, *Coronifera oceanica*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Spiniferites ramosus*, *Surculosphaeridium longifurcatum*, *Microdinium setosum*, *Oligosphaeridium complex* y *Tanyosphaeridium variecalamum* eran localmente frecuentes o abundantes.

FECHNER (1985, 1989), en la cuenca Vocontiana, estudió una sección del Albiense–Cenomaniense en los alrededores de La Vierre (SE de Francia), identificando cincuenta y nueve taxones y asociaciones que estaban dominadas por *Cyclonephelium distinctum*, *Odontochitina* spp., *Oligosphaeridium complex*, *Spiniferites* spp. y *Palaeohystrichophora infusorioides*. Esta última especie era muy abundante hacia el techo de la sección. En la misma cuenca, COURTINAT *et al.* (1991) describieron asociaciones del Cenomaniense–Turonense de la sección de Vergons, indicando la presencia de sesenta y siete especies y cuatro asociaciones, e interpretaron que las que presentaban gran abundancia de *Leberidocysta chlamydata* y *Cyclonephelium* spp. eran características de ambientes disóxicos.

BEGOUEN (1993) reconoció ciento siete taxones en materiales del intervalo Albiense–Maastrichtense de los Pirineos franceses septentrionales y meridionales. Señaló la aparición de *Palaeohystrichophora infusorioides* en el Vraconiense superior (Albiense terminal), de *Hystrichostrogylon membraniphorum* en el Cenomaniense superior y de *Florentinia clavigera* y *Senoniasphaera rotundata* en el Turoniense inferior.

2.5. ESTUDIOS REALIZADOS EN NORTEAMÉRICA

La mayoría de los trabajos que abordan la taxonomía y otros aspectos relacionados con el grupo de los dinoflagelados en Norteamérica fueron publicados en los años setenta y ochenta del siglo pasado (Fig. 2.5). En esta Tesis Doctoral se han recopilado un total de veinticuatro publicaciones.

DAVEY (1970) estudió el contenido palinológico de seis muestras del Cenomaniense de un sondeo realizado en la provincia de Saskatchewan (O de Canadá) que mostraron asociaciones de dinoquistes muy diferentes a las europeas. Estaban dominadas por un elevado número de peridinioideos como *Chatangiella granulifera*, *Isabelidinium magulas*, *Isabelidinium? globosum* y *Eurydinium glomeratum*. Por el contrario, las reconocidas por este autor en dos niveles procedentes de Texas (S de Estados Unidos) contenían especies identificadas en el continente europeo.

BURGESS (1971), a partir del análisis de materiales del Cenomaniense–Turonense de Wyoming (NO de Estados Unidos), estableció una escala bioestratigráfica basada en sucesiones de palinomorfos, y definió una biozona denominada “*Deflandrea* sp. cf. *Deflandrea acuminata*” (*al. Isabelidinium acuminatum*) que atribuyó al Turoniense.

HABIB (1972) en un estudio bioestratigráfico del sondeo realizado en el E de Norteamérica en el marco del *Deep Sea Drilling Project* (Sites 105, LEG DSDP-11), reconoció la presencia de *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Isabelidinium acuminatum*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Scriniodinium campanula* en materiales del Cenomaniense.

NORRIS *et al.* (1975) describieron el contenido palinológico de materiales del intervalo Albiense–Campaniense del S de Alberta (O de Canadá) y establecieron una zonación palinológica a partir del contenido de las asociaciones en miosporas y dinoquistes. En concreto, definieron las zonas “Early Tricolpate Suite”, “*Nyssapollenites* Suite” y “Early Triporate Suite”, que atribuyeron al Albiense Superior–Cenomaniense Inferior, Cenomaniense inferior–Cenomaniense-superior y Turoniense–Senoniense, respectivamente. Sin embargo, estas edades fueron reevaluadas posteriormente por NICHOLS *et al.* (1982) y NICHOLS & SWEET (1993), quienes propusieron

prolongar la edad de la "Nyssapollenites Suite" hasta el Coniaciense inferior. Los sedimentos de este intervalo proporcionaron dinoquistes de *Chlamydophorella nyei*, *Dinogymnium* sp., *Dorocysta litotes*, *Isabelidium magnum*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Hystrichosphaeridium recurvatum*, *Kiokansium unituberculatum*, *Odontochitina costata*, *Palaeoperidinium cretaceum*, *Spiniferites ramosus* y *Subtilisphaera pirnaensis*.

WILLIAMS (1975), WILLIAMS & BRIDEAUX (1975) y BUJAK & WILLIAMS (1978) dieron a conocer los resultados bioestratigráficos del estudio de materiales cretácicos en varios sondeos de las plataformas continentales del Gran Banco y de Nueva Escocia (E de Canadá). WILLIAMS (1975) identificó veintiseis zonas para el intervalo Jurásico tardío-Cenozoico. Los materiales del Cenomaniense se caracterizaban

por la "*Cleistosphaeridium polypes* assemblage Zone" (al. *Kiokansium unituberculatum*) en la que también se encontraron las especies *Subtilisphaera pontis-mariae*, *Cribroperidinium? intricatum*, *Cribroperidinium orthoceras*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Florentinia cooksoniae* y *Oligosphaeridium totum*. El Turoniense estaba representado en la "*Surculosphaeridium longifurcatum* Peak Zone" por la citada especie y por la presencia continua de *Areoligera* sp., *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Coronifera oceanica*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Senoniasphaera protrusa* y, localmente, *Subtilisphaera pirnaensis*.

En el estudio palinológico realizado por HABIB (1977) en materiales procedentes de seis sondeos marinos profundos localizados en el E de Norteamérica, se describieron ocho zonas de dinoflagelados y cuatro zonas de esporomorfos. El intervalo Albiense terminal ("Vraconiense")-Cenomaniense medio correspondía a la "*Deflandrea echinoidea* Zone" (al. *Spinidinium echinoideum*) y el intervalo Cenomaniense medio a superior a la "*Trithyrodinium suspectum* Zone", e indicó que el límite inferior de la Zona *Spinidinium echinoideum* se marcaba por la primera aparición de los quistes de *Dinogymnium acuminatum*, *Trigonopyxidina ginella* y *Subtilisphaera pontis-mariae* y el de la Zona *Trithyrodinium suspectum* por la primera aparición de *Rhiptocorys veligera*.

A principios de la década de los ochenta, se realizaron numerosos trabajos palinológicos en Norteamérica. Entre todos ellos, son reseñables los de NICHOLS & JACOBSON (1982) y NICHOLS *et al.* (1982) que se centraron en el estudio de Albiense-Maastrichtiense de Wyoming y Montana (NO de Estados Unidos). Propusieron una nueva escala bioestratigráfica para el Cretácico Superior a partir de palinomorfos y en la segunda publicación definieron la "*Alterbia* sp. A Interval Zone" para los materiales del Turoniense, pero no pudieron descartar que los niveles inferiores pertenecieran al Cenomaniense superior. La "*Alterbia* sp. A Interval Zone" es equivalente a la parte alta de la "*Nyssapollenites Interval Zone*" descrita por NICHOLS *et al.* (1982) y a la Zona "*Deflandrea* sp. cf. *D. acuminata*" de BURGESS (1971).

SINGH (1983) realizó una investigación de índole sistemática y bioestratigráfica de materiales del Cenomaniense del área de Peace River (Alberta, O de Canada), describiendo más de cuarenta y seis géneros y setenta especies de dinoflagelados, citando por primera vez un género y veintiséis especies.

HABIB & DRUGG (1987) publicaron el estudio palinológico realizado sobre dos sondeos

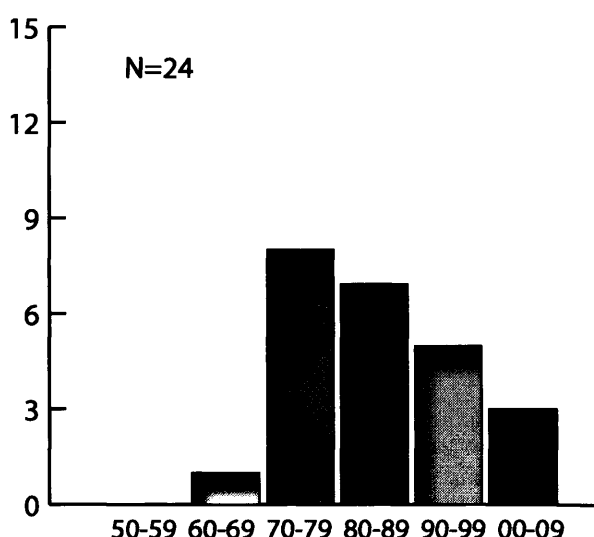


Figura 2.5. Número de trabajos realizados, por décadas, en Norteamérica. N: número total de trabajos.

Figure 2.5. Number of published works per decades for North America. N: total.

en el E de Norteamérica en el marco del *Deep Sea Drilling Project* (Sites 603 y 605, LEG 93). Las asociaciones palinológicas atribuidas al Cenomaniense–?Turonense basal estaban caracterizadas por altos porcentajes de dinoflagelados y un elevado contenido en materia orgánica amorfa. Estos autores definieron el límite superior de la Zona “*Trithyrodinium suspectum*” con la última aparición de *Litosphaeridium siphoniphorum glabrum* e indicaron la presencia del peridinoideo *Pierceites schizocystis* en el Cenomaniense superior.

SWEET & McINTYRE (1988) también trabajaron en materiales del Turonense de Alberta atribuidos a la Fm Cardium. Los dinoquistes estaban mal conservados y las asociaciones mostraban una alta diversidad. *Surculosphaeridium longifurcatum*, *Isabelidinium cooksoniae*, *Chatangiella granulifera*, *Chatangiella ditissima*, *Heterosphaeridium difficile*, *Odontochitina operculata*, *Cribroperidinium* spp. y *Oligosphaeridium pulcherrimum* eran las especies más frecuentes, y las formas más escasas correspondían a *Spinidinium echinoideum*, *Alterbidinium* sp., *Trithyrodinium* sp., *Spiniferites* spp. y *Scriniodinium campanula*.

AURISANO (1989) publicó un trabajo bioestratigráfico y sistemático del Cretácico Superior de New Jersey y Delaware (NO de Estados Unidos) y señaló la presencia de *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Canningia reticulata*, *Exochosphaeridium majus*, *Exochosphaeridium phramites*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Trithyrodinium suspectum*, *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Sepispinula ancorifera* desde el Cenomaniense, estando la distribución de las dos últimas especies restringida a este piso. Este autor confirmó la zonación elaborada por HABIB (1977) y HABIB & DRUGG (1987) pero definió el límite superior de la Zona “*Trithyrodinium suspectum*” con la última aparición de *Sepispinula ancorifera* en el NO de Estados Unidos. Las asociaciones del Turonense descritas por AURISANO (1989) eran más diversas e integraban también a las especies *Coronifera oceanica*, *Cyclonephelium distinctum*, *Isabelidinium acuminatum*, *Leberidocysta chlamydata*, *Odontochitina operculata*, *Odontochitina costata*, *Spiniferites ramosus ramosus* y *Spiniferites twistringiensis*.

WILLIAMS *et al.* (1990) efectuaron una síntesis bioestratigráfica en la que recopilaron datos publicados de varias cuencas situadas al E de Canadá. Estos autores realizaron el primer estudio paleobiogeográfico sintético para las asociaciones de dinoquistes mesozoicas a cenozoicas.

SRIVASTAVA (1992) estudió el contenido palinológico de sesenta y dos muestras del intervalo Cenomaniense–Coniacense de nueve afloramientos localizados en el estado de Texas (O de Estados Unidos). Este autor indicó que *Downiesphaeridium clavatum*, *Florentinia radiculata*, *Kiokansium unituberculatum*, *Pervosphaeridium cenomaniense* no aparecían en las muestras del Turonense–Coniacense.

BLOCH *et al.* (1993) publicaron los resultados palinológicos de materiales cenomanienses y turonenses de las formaciones Westgate, Fish Scales, Belle Fourche y Second White Speck que afloran en varios estados del O de Canadá. Describieron asociaciones de dinoquistes con abundantes *Luxadinium propatulum*, *Chichaouadinium vestitum*, *Cribroperidinium? intricum*, *Florentinia cooksoniae*, *Pseudoceratium expolitum*, *Ovoidinium verrucosum*, *Odontochitina singhii* y *Cyclonephelium vannophorum*. Estos autores indicaron la primera aparición de *Chatangiella granulifera*, *Chatangiella ditissima*, *Isabelidinium cooksoniae*, *Isabelidinium globosum*, *Isabelidinium magnum* y *Trithyrodinium suspectum* en el Cenomaniense superior.

COURTINAT (1993) publicó las palinofacies y las asociaciones reconocidas en el estratotipo para la base del Turonense (KENNEDY *et al.*, 2005), que se definió en la sección de Pueblo (O de Estados Unidos). COURTINAT (*op.cit.*) interpretó las variaciones cuantitativas y cualitativas de las asociaciones de dinoquistes y en las palinofacies como un reflejo de los cambios eustáticos. Concretamente, describió que las asociaciones con mayor diversidad en el intervalo P7-P16 correspondían con el comienzo de una transgresión marina.

Más adelante, LI & HABIB (1996) analizaron cuatro secciones norteamericanas, entre las que se encontraba la de Pueblo, y confirmaron las propuestas sobre eustatismo del autor

anterior. Establecieron sus resultados teniendo en cuenta los cambios observados en las palinofacies, la diversidad de las asociaciones de dinoquistes y la variación en la relación entre los grupos de dinoquistes pertenecientes a los géneros *Spiniferites* (considerando *Spiniferites ramosus ramosus*, *Spiniferites twistringiensis*, *Hystrichosphaeridium* spp., *Oligosphaeridium* spp.) y *Cyclonephelium* (teniendo en cuenta *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Kiokansium unituberculatum*, *Sentusidinium* spp. y las especies de dinoquistes antiguamente atribuidas al género *Cleistosphaeridium*). En su opinión, la diversidad de dinoquistes así como la distribución de la materia orgánica estaban relacionadas con las transgresiones y regresiones, de forma que un aumento en la diversidad acompañado de un alto porcentaje en materia orgánica amorfa es el reflejo de transgresión, mientras que la presencia de abundantes fitoclastos (especialmente inertinita) y la reducción en la diversidad, corresponden con una regresión. De la misma forma, la relación *Spiniferites/Cyclonephelium* aumenta con la diversidad específica en las asociaciones, constituyendo por tanto un buen indicador de condiciones marinas.

DODSWORTH (2000) volvió a estudiar la sección de Pueblo, tomando un mayor número de muestras y así pudo concretar el rango estratigráfico de *Litosphaeridium siphoniphorum*, cuyo último registro se detectó en la "Zone à *Sciponoceras gracile*" (equivalente de la Zona de *M. geslinianum*). De forma similar, señaló que *Adnatosphaeridium tutulosum* y *Carpodinium obliquicostatum* son especies típicas del Cenomaniense terminal tanto de Norteamérica como de Europa, y que la presencia de noventa y una especies de dinoquistes sugiere que la Cuenca de Western Interior Seaway era un sistema abierto a otros océanos. Además, sin realizar una comparación detallada con las investigaciones llevadas a cabo por autores anteriores (COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996), interpretó que los cambios en la diversidad de las asociaciones de dinoquistes de Pueblo reflejaban cambios en el nivel de mar.

HARRIS & TOCHER (2003) efectuaron un estudio sobre las asociaciones de las secciones del Cenomaniense-Turonense de Blue Point, Wahweap Wash, Pueblo, Bunker Hill y el sondeo Rebecca K. Bounds (O de Estados Unidos). Realizaron un análisis multivariante con los datos de las cinco secciones que reveló una distribución diferencial de las especies dentro de la Cuenca del Western Interior Seaway. Atribuyeron características eurihalinas a las especies más abundantes en las secciones del O de la cuenca; características estenohalinas a las especies más frecuentes en las secciones del centro y del E de la cuenca; y condiciones marinas más alejadas de la costa a las que encontraron habitualmente en el centro de la cuenca. Según dichos autores: a) las especies *Canningia reticulata*, *Cribroperidinium cooksoniae*, *Cyclonephelium hirtellum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Florentinia resex*, *Spiniferites lenzii* y la especie originalmente identificada como *Canninginiopsis colliveri* eran preferentemente eurihalinas, b) *Kiokansium williamsii*, *Nyktericysta* sp. A y *Subtilisphaera zawia* eran exclusivamente eurihalinas, c) *Apteodinium deflandrei*, *Dinogymnium vozzhennikovae*, *Downiesphaeridium* sp. A, *Leberidocysta defloccata* estaban casi exclusivamente restringidas a ambientes estenohalinos, d) *Subtilisphaera pontis-mariae* y *S. pirnaensis* eran preferentemente estenohalinas, e) *Chichaouadinium vestitum*, *Ellipsodinium rugulosum*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Histiocysta palla*, *Microdinium reticulatum* y *Occisucysta hinzii* vivieron en ambientes marinos abiertos y f) *Achomosphaera ramulifera*, *Achomosphaera* sp. A, *Chlamydophorella nyei*, *Cyclonephelium distinctum*, *Chlamydophorella ambigua*, *Hystrichodinium pulchrum* lo hicieron de forma preferente en ambientes marinos abiertos.

HARRIS & TOCHER (*op. cit.*) asociaron los altos niveles de materia orgánica descritos en las palinofacies de la sección de Bunker Hill con una alta productividad primaria. Así, la presencia de un gran número de peridinioideos (esencialmente *Subtilisphaera*) permitió a estos autores indicar una posible zona de aguas profundas (*upwelling*), aunque la ausencia de datos palinológicos cualitativos o cuantitativos homogéneos de cada sección estudiada, imposibilita

su comparación con otras secciones del Cenomaniense–Turonense.

OBOH-IKUENOBE *et al.* (2007) publicaron el estudio palinológico realizado sobre veintinueve secciones de edad Albiense y Cenomaniense de varios estados de Estados Unidos. Las asociaciones cenomanienses estaban caracterizadas por la presencia de *Aptea polymorpha*, *Apteodinium granulatum*, *Apteodinium maculatum* subsp., *Batioladinium jaegeri*, *Caligodinium aceras*, *Chichaouadinium vestitum*, *Cyclonephelium asperum*, *Cyclonephelium membraniphorum*, *Dinopterygium cladoides*, *Ellipsodinium rugulosum*, *Epelidosphaerida spinosa*, *Florentinia cooksoniae*, *Hapsocysta dictyota*, *Litosphaeridium arundum*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Luxadinium primulum*, *Luxadinium propatulum*, *Odontochitina operculata*, *Ovoidinium scabrosum*, *Ovoidinium verrucosum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Palaeoperidinium cretaceum*, *Pareo-dinia ceratophora*, *Psaligonyaulax deflandrei* y *Stiphrosphaeridium anthophorum*.

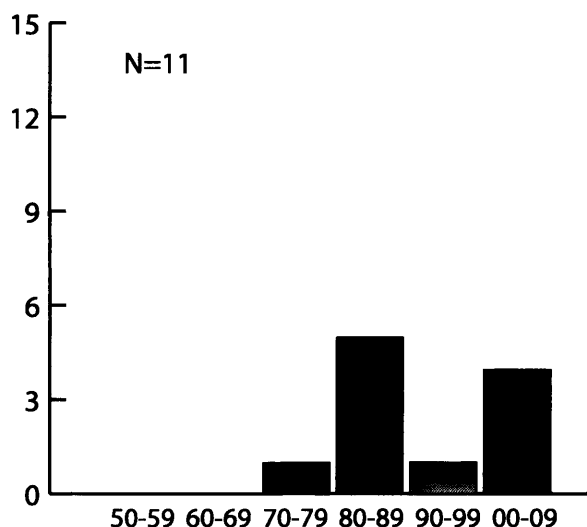


Figura 2.6. Número de trabajos realizados, por décadas, en el dominio del Tethys. N: número total de trabajos.

Figure 2.6. Number of published works per decades for the Thetys domain. N: total.

2.6. CUENCAS TETHYSIANAS

El contenido en dinoflagelados de materiales del Cenomaniense–Turonense del Tethys ha sido el objeto de un número reducido de publicaciones. Las investigaciones que se consideraron en el presente trabajo, fueron publicadas a partir de la mitad de la década de los setenta del siglo pasado (Fig. 2.6) y se centraron en cuatro áreas geográficas: Brasil, Marruecos, Egipto y Libia, que se insertan en un área extendida latitudinalmente desde el NE de Brasil hasta el NE del continente africano.

WILLIAMS (1978) efectuó un análisis palinológico de materiales de dos sondeos realizados en el E (Site 367) y NO (Site 370) de África, en el marco del *Deep Sea Drilling Project* (LEG DSDP-41). Las asociaciones de dinoquistes cenomanienses del sondeo efectuado al E de Marruecos (Site 370) estaban caracterizadas por altos porcentajes de *Ovoidinium scabrosum*, *Kiokansium williamsii*, *Dinopterygium alatum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Exochosphaeridium majus* comb. nov., *Odontochitina operculata* y *Palaeohystrichophora infusorioides*.

BELOW (1981, 1982) publicó los resultados de una investigación sistemática y bioestratigráfica de materiales del Hauteriviense–Cenomaniense del SO de Marruecos. Las asociaciones del Cenomaniense contenían a las especies *Achomosphaera triangulata*, *Atopodinium perforatum*, *Atopodinium chleuh*, *Chlamydothorella largissima*, *Coronifera oceanica*, *Cribroperidinium orthoceras*, *Diconodinium pusillum*, *Dinopterygium tuberculatum*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Kiokansium unituberculatum*, *Odontochitina operculata*, *Oligosphaeridium asterigerum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Pseudoceratium eisenackii*, *Spiniferites* spp., *Trichodinium castanea*, *Wallodinium krutzschii*, *Wrevittia cassidata*, *Xenascus perforatus* y *Xenascus plotei*. Este autor (BELOW, 1981, 1982) señaló también la presencia de varias especies de *Cyclonephelium*, *Spiniferites*, *Subtilisphaera* y *Florentinia* incluyendo dentro de este último género a las nuevas especies *Florentinia berran* y *Florentinia khalidunii*.

BELOW (1984), tras estudiar desde un punto de vista bioestratigráfico y taxonómico un sondeo realizado en el NO del continente africano en el marco del *Deep Sea Drilling Project* (Sites

545 y 549, LEG DSDP-79), registró la presencia de *Achomosphaera ramulifera*, *Achomosphaera sagena*, *Atopodinium chleuh*, *Atopodinium perforatum*, *Codoniella campanulata*, *Cribroperidium orthoceras*, *Dinopterygium alatum*, *Dinopterygium tuberculatum*, *Endoceratium ludbrookiae*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Florentinia berran*, *Florentinia laciniata*, *Florentinia resex*, *Florentinia stellata*, *Hapsocysta dictyota*, *Hystrichosphaeridium bowerbankii*, *Litosphaeridium* spp., *Ovoidinium scabrosum*, *Ovoidinium verrucosum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Pseudoceratium eisenackii*, *Wrevittia cassidata* y *Xenascus ceratioides* en el Cenomaniense.

BATTEN & UWINS (1985) y UWINS & BATTEN (1988) publicaron un estudio sobre la bioestratigrafía del Hauteriviense–Cenomaniense de Libia. Concretamente, UWINS & BATTEN (1988) registraron la presencia de cincuenta y cinco especies y subespecies de dinoquistes en materiales atribuidos al Cenomaniense inferior e indicaron que las especies *Cyclonephelium hirtellum*, *Cyclonephelium chabaca*, *Dinopterygium alatum*, *Dinopterygium tuberculatum*, *Florentinia berran*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Palaeohystrichophora cheit* eran diagnósticas del intervalo Aptiense superior y del Cenomaniense inferior.

SCHRANK & IBRAHIM (1995) analizaron las asociaciones palinológicas de materiales cretácicos procedentes de dos sondeos del NO de Egipto señalando que el intervalo Cenomaniense superior–Turonense inferior estaba caracterizado por altos porcentajes de *Pediastrum* y *Botryococcus*.

ARAI *et al.* (2000) efectuaron un estudio bioestratigráfico en el que recopilaron datos palinológicos inéditos obtenidos en materiales cretácicos de las cuencas brasileñas. Según estos autores, la presencia de *Cyclonephelium* spp., de *Florentinia berran* y de *Florentinia khalidunii* en las asociaciones Cenomaniense–Turonense procedentes de las cuencas del N de Brasil indica una clara influencia del Tethys.

MAHMOUD & MOAWAD (2000, 2002) describieron las asociaciones de palinomorfos terrestres y marinos de materiales Jurásicos y Cretácicos procedentes de sondeos realizados en el NO de Egipto y registraron abundantes *Cyclonephelium distinctum*, *Dinopterygium tuberculatum*, *Oligosphaeridium* spp., *Subtilisphaera* spp. y *Systematophora* en los materiales atribuidos al intervalo Cenomaniense–Turonense.

IBRAHIM (2002) publicó las palinofacies y las asociaciones palinológicas reconocidas en un sondeo de edad Albiense superior–Cenomaniense medio realizado en el O de Egipto. Indicó la presencia de diecinueve especies de dinoquistes entre las que se encontraba *Florentinia berran*. Este autor señaló que los resultados palinológicos marinos y terrestres eran concordantes y apuntaban respectivamente, afinidades tethysicas y gondwánicas.

2.7. CUENCAS DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

La investigación en dinoflagelados del Cenomaniense–Turonense en la Península Ibérica empezó más tarde que en otras áreas geográficas (Fig. 2.7). Con la excepción de dos Tesis Doctorales realizadas a principios de los años ochenta en la Cuenca Lusitánica (MORON, 1981; HASENBOEHLER, 1981), la mayoría de los trabajos realizados hasta la fecha han tenido como objetivo un intervalo temporal, geográfico o de muestreo bastante reducido.

El primer estudio que aborda el conocimiento de los dinoquistes del Cretácico peninsular fue realizado por FOUCHER (en BERTHOU *et al.*, 1980) que describió el contenido palinológico de cien muestras procedentes de varios afloramientos del intervalo Albiense–Turonense en Portugal. Las asociaciones correspondientes al Cenomaniense inferior eran relativamente más pobres que las del Cenomaniense superior. Este autor identificó *Trichodinium castaneum*, *Florentinia mantellii*, *Florentinia* cf. *radiculata*, *Florentinia* cf. *resex*, *Coronifera oceanica*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Spiniferites ramosus*, *Kiokansium unituberculatum*, *Xenascus ceratioides*, especies reconocidas en sedimentos de la misma edad en la cuenca Anglo-

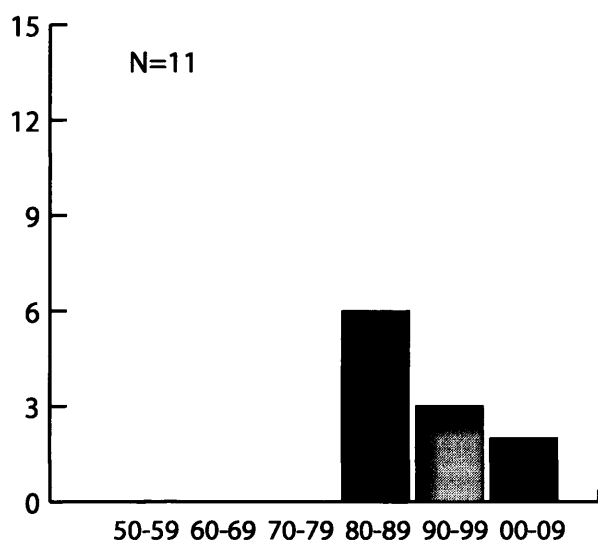


Figura 2.7. Número de trabajos realizados, por décadas, en la Península Ibérica. N: número total de trabajos.

Figure 2.7. Number of published works per decades for the Iberian Peninsula. N: total.

parisina, pero no encontró *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Cyclonephelium distinctum* y *Sepispinula? huguoniotii*, formas importantes desde el punto de vista bioestratigráfico ya que se consideran características del intervalo Cenomaniense–Turonense.

HERNGREEN (1980) llevó a cabo la caracterización palinológica de cuatro muestras procedentes de la sección de Arenero de Xixún (alrededores de Oviedo), describiendo diez taxones entre los que destacaban *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus*, *Coronifera oceanica* y *Cerbia tabulata*.

HASENBOEHLER (1981) describió las asociaciones de dinoquistes de varias secciones en Estremadura (S de la Cuenca Lusitánica) del Albiense-Cenomaniense.

Identificó ochenta y cinco taxones, entre los que se encontraban varias especies no descritas formalmente hasta ese momento, siendo las más representativas *Carpodinium granulatum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Dinopterygium cladoides*, *Microdinium opacum*, *Odontochitina "inflata"* (no publicada), *Oligosphaeridium albertense*, *Ovoidinium "tenue"* (no publicada), *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Palaeohystrichophora cf. infusorioides*, *Palaeoperidinium cretaceum*, *Protoellipsoidinium "corollum"* (no publicada), *Chichaouadinium vestitum*, *Subtilisphaera terrula* y *Trichodinium castanea*. Además, estableció cuatro biozonas, de las cuales la "Intervalle-Zone III à *Palaeohystrichophora cf. infusorioides*" y la "Intervalle-Zone IV à *Palaeohystrichophora infusorioides*" corresponden al intervalo comprendido entre la Zona de ammonites *Stoliczkaia dispar* (Albiense terminal según OGG *et al.*, 2004) hasta el Cenomaniense superior. Para este autor, los primeros Normapolles aparecen en la "Intervalle-Zone IV à *Palaeohystrichophora infusorioides*" (Cenomaniense medio terminal). Los resultados bioestratigráficos obtenidos por HASENBOEHLER fueron publicados posteriormente en un artículo de BERTHOUS & HASENBOEHLER (1982).

MORON (1981), en su Tesis Doctoral, describió varias secciones del Cenomaniense–Maastrichtiense de la parte occidental de la Cuenca Lusitánica. Concretamente, identificó treinta y siete taxones en sedimentos del intervalo Cenomaniense–Turonense en las que *Cyclonephelium vannophorum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y ?*Palaeoperidinium* sp. 1 eran comunes. Además, señaló que *Xenascus ceratioides* y *Trichodinium castanea*, así como varias especies de la familia Areoligeraceae, llegaban a ser abundantes en algunos niveles.

MASURE (1984) describió el contenido en dinoquistes de un sondeo realizado en el margen ibérico al O de la costa portuguesa (Site 398, LEG DSDP-47B). Las muestras datadas como Cenomaniense presentaron las especies *Achomosphaera sagena*, *Chlamydophorella discreta*, *Caligodinium aceras*, cf. *Canningia reticulata*, *Codoniella psigma*, *Florentinia mantellii*, *Florentinia radiculata*, *Hapsocysta dictyota*, *Hapsocysta peridictya*, *Leberidocysta chlamydata*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Odontochitina costata*, *Ovoidinium scabrosum*, *Palaeohystrichophora infusorioides* y *Xenascus ceratioides*. Las muestras de edad Turonense incluyeron las especies *Dinogymnium cretaceum*, *Isabelidinium acuminatum* y cf. *Spinidinium echinoideum*.

THUROW *et al.* (1988) publicaron los resultados palinológicos de un sondeo (Site 641, LEG ODP-103) realizado en el mismo área, atribuidos al intervalo Cenomaniense–Turonense. La presencia de *Ovoidinium verrucosum verrucosum*, *Kiokansium williamsii*, *Leptodinium? delicatum*,

Kleithriasphaeridium loffense en las muestras basales indica una edad Albiense terminal-Cenomaniense inferior y la de *Trithyrodinium suspectum*, en muestras recogidas en las unidades C-E, confirmaron una edad Cenomaniense inferior tardío o Cenomaniense superior.

Hasta el momento, el estudio más completo realizado en España sobre los dinoflagelados del intervalo Cenomaniense-Turonense corresponde al efectuado en la sección de Ganuza (Navarra) que fue publicado por MAO & LAMOLDA (1998, 1999) y LAMOLDA & MAO (1999). La sucesión palinológica muestra asociaciones muy ricas y diversas, habiéndose identificado ciento treinta y nueve taxones, dominadas por *Exochosphaeridium phragmites*, *Spiniferites twistringiensis*, *Spiniferites ramosus* y *Trichodinium castanea*. MAO & LAMOLDA (*op.cit.*) documentaron la desaparición de *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Epelidosphaeridia spinosa* en el Cenomaniense superior y la aparición de *Senoniasphaera rotundata* en el Turonense inferior; y LAMOLDA & MAO (1999) señalan en el Cenomaniense terminal una pequeña disminución en la diversidad y abundancia asociada a la relación de peridinioideos/goniaulacoideos, que estuvo relacionada con una disminución en la productividad.

FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.* (2010) han llevado a cabo el estudio palinológico de dos muestras procedentes de la sección de Somolinos (Guadalajara), identificando veintisiete taxones, entre los que destacan *Cerbia tabulata*, *Canningia* sp., *Implestosphaeridium? clavulum*, *Downiesphaeridium armatum*, *Cleistosphaeridium diversispinosum*, *Coronifera oceanica*, *Coronifera minor*, *Coronifera striolata*, *Exochosphaeridium majus*, *Pervosphaeridium truncatum*, *Florentinia cooksoniae*, *Achomosphaera ramulifera* y *Tanyosphaeridium variecalamum*. Según estos autores, *Spiniferites ramosus* es la especie más abundante en las dos asociaciones estudiadas, señalando unas condiciones más continentales en la muestra del Cenomaniense, marcada por la baja representación de granos de polen bisacados. La mayor abundancia de estos palinomorfos en la muestra del Turonense indicaría una mayor influencia marina.

3. METODOLOGÍA Y TÉCNICAS DE TRABAJO

3.1. TRABAJOS DE GABINETE

Durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral, fue imprescindible realizar una búsqueda bibliográfica exhaustiva y continuada de publicaciones relacionadas con diferentes aspectos del tema de estudio, es decir, sobre (i) Paleontología de quistes de dinoflagelados fósiles; (ii) Biología y Ecología de dinoflagelados actuales; (iii) Geología sobre el Cretácico Superior de la Plataforma Castellana.

Para ello, se revisó el material existente en las bibliotecas de distintas Facultades de Geología de Universidades españolas y de otros países de Europa y Canadá, y se visitaron diferentes centros públicos de investigación de España [Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN), Instituto Geológico y Minero de España (IGME)], Francia (*Laboratoire de Paléoenvironnements, ISEM, Montpellier*), Inglaterra (*Natural History Museum, Londres*) y Canadá (*Geological Survey of Canada, Bedford*).

Con el fin de conseguir documentos de interés, especialmente artículos publicados desde hace más de dos décadas en revistas internacionales poco conocidas, se recurrió al Servicio de Préstamo Interbibliotecario a través de la biblioteca de la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid (UCM) así como al Servicio de Publicación de la Asociación Palinológica Norteamericana (*American Association of Stratigraphic Palynologists, AASP*).

Todos los documentos recopilados en el transcurso de esta investigación (libros, capítulos de libros, revistas, artículos, resúmenes de congresos, monografías, Tesis Doctorales, etc.) fueron introducidos ordenadamente en una base de datos EndNote, y catalogados según el tipo de documento, el nombre del mismo, sus autores y las palabras clave. Además, para tener la bibliografía actualizada, se consultaron diversas bases de datos (Science Direct, Georef, Papi,...) en Internet, descargando los artículos más recientes, y otros documentos de interés. La búsqueda de publicaciones electrónicas se realizó introduciendo las siguientes palabras clave (*key words*): quistes de dinoflagelados (*dinoflagellate cysts*), Plataforma Castellana (*Castilian Platform*), Cuenca Vasco-Cantábrica (*Basque-Cantabrian Basin*), Cretácico Superior (*Late Cretaceous*), Cenomaniense-Turonense (*Cenomanian-Turonian*), Evento anóxico oceánico 2 (*Oceanic Anoxic Event 2*), entre otras.

Las monografías fundamentales de consulta utilizadas en el apartado de Sistemática han sido las obras de STOVER & EVITT (1978) y STOVER & WILLIAMS (1987) donde se encuentran reunidas y enmendadas las descripciones originales de todos los dinoquistes fósiles conocidos hasta la fecha de publicación de los citados trabajos, el catálogo taxonómico *The Eisenack Catalog of fossil dinoflagellate* (FENSOME *et al.*, 1991, 1993a, 1995, 1996a; FENSOME & GUERSTEIN, 2000) y la reciente edición del índice nomenclatural de LENTIN & WILLIAMS (FENSOME *et al.*, 2008b).

A pesar de la intensa búsqueda bibliográfica realizada, algunas Monografías o Tesis Doctorales inéditas no se han podido consultar. Entre ellas cabe destacar la Tesis Doctoral de

LIGNUM (2008) cuyo objeto de estudio era próximo al de este proyecto doctoral.

Las revistas científicas especializadas más consultadas han sido *Micropaleontology*, *Review of Palaeobotany and Palynology*, *Palaeontographica Abteilung B* y *Palynology*. Asimismo se han usado los paquetes informáticos PAST (HAMMER *et al.*, 2001) y CANOCO (TER BRAAK & SMILAUER, 1998) para la elaboración de las bases de datos y los cálculos estadísticos.

3.2. TRABAJOS DE CAMPO

En las cuatro secciones estudiadas la mayoría de las muestras fueron recogidas en niveles margosos, teniendo en consideración las observaciones de TRAVERSE (2007) que indican que las litologías de grano fino son más apropiadas para la conservación de los palinomorfos. Aunque para completar el estudio palinológico también se muestrearon niveles menos favorables. En cada nivel se recogieron entre 100 y 200 g de sedimento con la ayuda de un martillo de geólogo *Estwing* y un cincel, evitando los primeros centímetros expuestos con el fin de evitar la contaminación por palinomorfos actuales. El muestreo se realizó en cada sección de muro a techo y el material obtenido se guardó en bolsas de plástico herméticas, que previamente se habían siglado con un rotulador indeleble.

Para cada sección se utilizaron los mismos niveles y abreviaturas empleadas por BARROSO-BARCENILLA (2006). Las muestras se nombraron siguiendo un sistema de notación alfanumérica, donde las dos primeras letras corresponden a la sección donde se han recogido (CO = Condemios, FT = Fuentetoba, PU = Puente de y TA = Tamajón) y los dígitos siguientes al nivel litológico. Por ejemplo, la muestra "TA10", corresponde a materiales recogidos en el décimo nivel individualizado de la sección de Tamajón. Adicionalmente, las letras suplementarias que pueden encontrarse en la denominación de la muestra indican su posición relativa dentro de la unidad litológica considerada. Las diecisiete muestras procedentes de la unidad litológica 8 de la sección de Condemios han sido denominadas de CO8A a CO8Q, en orden alfabético, siguiendo la posición estratigráfica ascendente.

3.3. TRABAJOS DE LABORATORIO

Aunque, como se ha explicado en el apartado anterior, el objetivo principal de esta Tesis Doctoral es el estudio de los dinoflagelados fósiles, en algunas ocasiones se ha realizado un análisis de la fracción orgánica presente en las muestras. Éste, también llamado estudio de palinofacies, permitió caracterizar los principales ambientes de sedimentación.

Los dinoquistes presentan una pared de dinosporina que les permite resistir al ataque con ácidos fuertes. Para la obtención del material de estudio se siguió, con algunas modificaciones, el método palinológico clásico descrito por PHIPPS & PLAYFORD (1984) y TRAVERSE (2007) que consiste en la eliminación de la fracción mineral de los sedimentos y la limpieza y concentración de su fracción orgánica. Al contrario de los dinoquistes, los diferentes componentes que integran la fracción orgánica de los sedimentos tienen resistencias diferentes al ataque de los ácidos. Por esta razón, los tratamientos químicos realizados para obtener las láminas de palinofacies han sido distintos de los necesarios para conseguir láminas aptas para el estudio taxonómico de los dinoquistes.

En su conjunto, las muestras se trataron en el laboratorio de Micropaleontología del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la UCM. Para su procesamiento, el laboratorio estaba dotado de: una campana extractora de gases de marca *Secuflow*, una centrífuga de la marca *Selecta* del modelo *Meditronic BL-S*, unos tubos de centrifuga de fondo cónico de la marca *Droquima*, una cubeta de ultrasonidos de la marca *Branson* y una micropipeta de marca *Nichiryo*, modelo *5000F*. Para la protección personal durante la

manipulación con los productos químicos se han seguido las normas de seguridad habituales para este tipo de tratamientos, como son el uso de bata de laboratorio, guantes apropiados del modelo *Profil Plus* de la marca *Ansell*, mascarilla anti-gases de la marca *3M*, y un delantal de neopreno, obtenidos del proveedor *Glass Chemical*.

En cada sesión de laboratorio se trataron entre 4 y 8 muestras simultáneamente. Se tomaron entre 20 y 50 g de cada muestra de acuerdo con su contenido en carbonatos. Estas cantidades se pesaron en una balanza de precisión de marca *Sartorius*, modelo *XT6200*, y posteriormente se redujeron a tamaño milimétrico con la ayuda de un mortero de hierro.

Una vez machacadas, las muestras se colocaron en un vaso de precipitado de plástico de 500 mL que previamente se había siglado con el número de la muestra a fin de evitar confusiones durante los trabajos de laboratorio.

A partir de este momento, teniendo en cuenta la naturaleza de la roca a tratar, se aplicaron a cada muestra los tratamientos químicos y mecánicos adecuados para la separación de los palinomorfos, que se detallan a continuación.

3.3.1. Tratamientos químicos

Los palinomorfos conservados en las rocas recogidas se obtuvieron disolviendo la matriz mineral que los incluye. Las diferentes etapas de los protocolos seguidos en esta Tesis Doctoral se han resumido en la Figura 1.1.

- Eliminación de los carbonatos

Los carbonatos se disolvieron mediante un ataque con ácido clorhídrico (HCl). Se colocaron las muestras reducidas a fragmentos milimétricos en vasos de precipitado de plástico de 500 mL y se fue añadiendo, de forma paulatina y debajo de una campana de gases, una pequeña cantidad de HCl al 10%, que resultó más efectivo a la hora de disolver el carbonato que el ácido concentrado. Por lo general, los sedimentos reaccionaron formando espuma y gases, y el añadido de ácido finalizaba cuando cesaba esta reacción que fue más o menos intensa en función de la pureza del carbonato de cada muestra. Durante todo este proceso, se removió el contenido con una varilla de teflón para intentar que toda la muestra reaccionara de forma homogénea.

Cuando finalizaba la reacción con el HCl, se lavaba la muestra para eliminar el ácido y separar los palinomorfos. Esto se hizo de dos maneras diferentes, por decantación o centrifugación. La primera, se realizó en el mismo vaso de precipitado mediante el lavado sucesivo de los residuos con agua destilada que se dejaban reposar durante 12 h y, posteriormente, se eliminaba el sobrenadante. Este proceso se repitió tres veces para eliminar el HCl que no había reaccionado.

Para el lavado de los residuos mediante centrifugación, las muestras, después del ataque con HCl, se trasvasaron desde los vasos de precipitado a tubos de vidrio de fondo cónico donde se centrifugaron durante 5 min a 2.200 r.p.m. A continuación, se decantaron los sobrenadantes de cada tubo, se añadió agua destilada, se removió cada muestra con la ayuda de una varilla de teflón diferente para cada tubo con el fin de evitar contaminaciones y se centrifugaron de nuevo las diluciones resultantes. Este proceso se repitió hasta tres veces para obtener muestras limpias, libres de ácido y de residuos secundarios, como por ejemplo los iones de calcio. LIGNUM *et al.* (2008) señalaron que el lavado de las muestras con agua destilada realizado antes de la aplicación del paso siguiente contribuye significativamente a reducir la formación de fluorosilicatos de calcio.

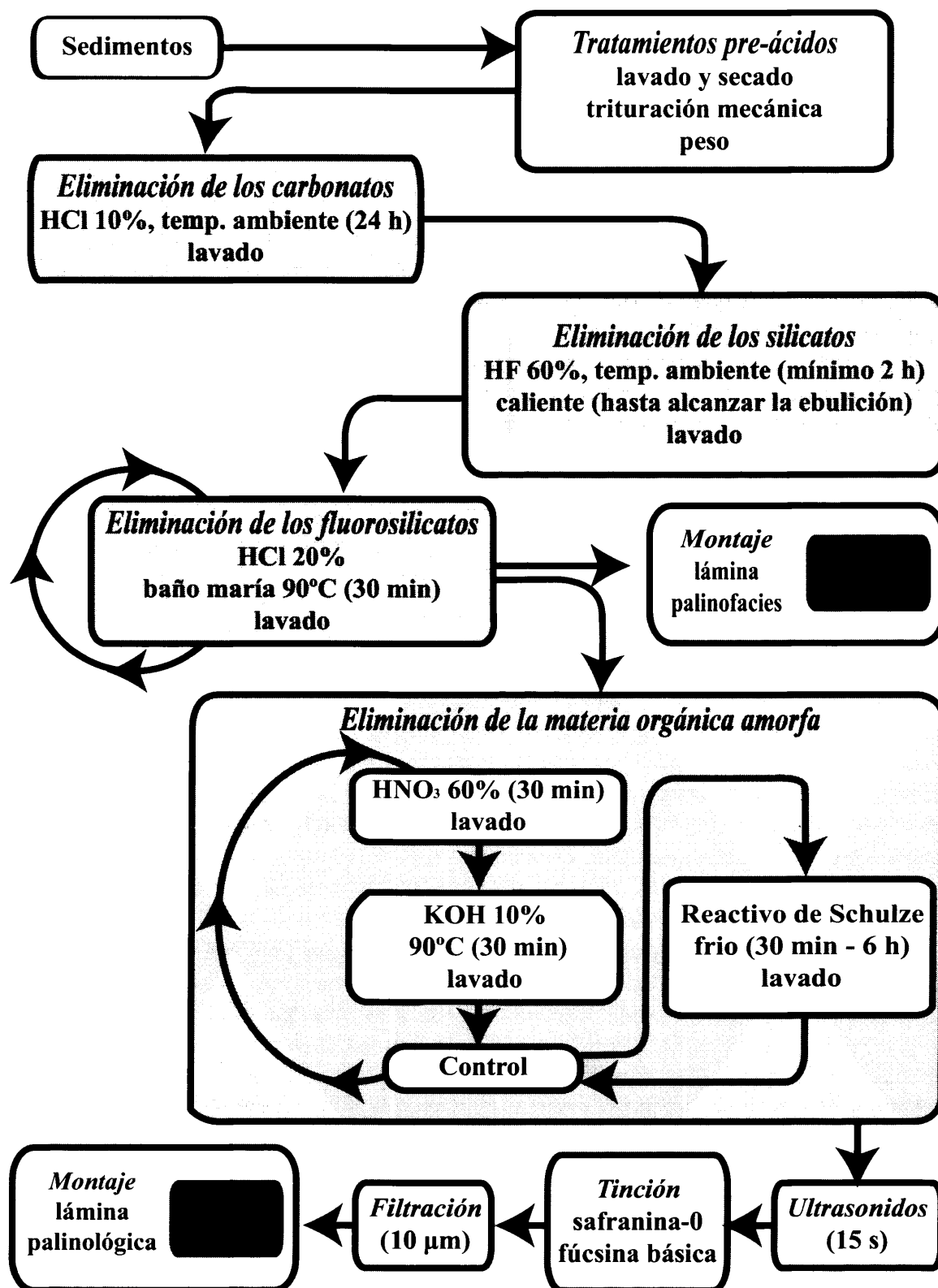


Figura 3.1. Esquema con las distintas fases de los trabajos de laboratorio utilizados para la obtención de palinomorfos.

Figure 3.1. Flow diagram showing the palynological processing method used in this study.

Observaciones: El método de decantación ha sido el más utilizado porque permitió realizar un lavado más efectivo de las muestras.

- Eliminación de los silicatos

Los materiales siliciclásticos son frecuentes en algunos tramos de las secciones estudiadas y para eliminarlos se empleó el ácido fluorhídrico (HF). Esta técnica hay que aplicarla con mucha precaución porque se utiliza un ácido muy peligroso que produce graves quemaduras, intoxicaciones y explota en altas concentraciones. Esta es la razón por la que investigadores como RIDING & KYFFIN-HUGHES (2004) han empleado el hexametafosfato sódico $[(\text{NaPO}_3)_6]$. Sin embargo, se ha comprobado que esta sustancia puede llegar a destruir los palinomorfos (BROWN, 2008).

Con el fin de evitar este problema, en esta Tesis Doctoral se ha utilizado el HF al 60% para la eliminación de los silicatos. El tratamiento se hizo debajo de la campana de gases y las muestras se traspasaron de los vasos de precipitado a recipientes de teflón. La reacción con el ácido produjo un calentamiento, a veces elevado, de las muestras que se dejaron sin agitar en la campana de gases un tiempo variable, entre 2 h y un mes, dependiendo del tipo de sedimento y hasta conseguir que se destruyeran por completo los silicatos. Como esta destrucción en muchos casos fue muy lenta o, a veces, parcial, tras el período estimado de 2 h, los recipientes de teflón se colocaron sobre una placa calentadora hasta que la muestra alcanzó el grado de ebullición. A partir de este momento, se agitaron continuamente durante media hora con la ayuda de varillas de teflón y fue añadiéndose una pequeña cantidad de ácido cuando se observaba una excesiva evaporación. Después de media hora, las muestras se retiraron de la placa calentadora y se dejaron reposar entre 3 y 10 h.

La eliminación posterior del HF se realizó mediante decantación, después de reducir la concentración del ácido con un volumen de agua destilada igual al doble de la suma del volumen del residuo más el ácido residual. Dicho volumen de destilado permitió minimizar las pérdidas de palinomorfos, porque se rebaja la densidad específica del residuo y los microfósiles se depositan en el fondo del vaso. Tras la decantación, se realizó una centrifugación en tubos de polivinilo de clorato durante 5 min a 2.200 r.p.m.

Observaciones: En nuestro trabajo, la eliminación de los silicatos ha estado condicionada por la composición de los sedimentos tratados. Por lo general, se han mantenido las muestras hasta un mes en HF sin que se haya observado ninguna pérdida cuantitativa o cualitativa de palinomorfos. TRAVERSE (2007) indicó que los ácidos minerales HCl y HF no atacan a los palinomorfos. Independientemente de la duración de esta reacción a temperatura ambiente, en nuestro caso siempre ha sido necesario el calentamiento del residuo resultante para obtener muestras libres de silicatos.

- Eliminación de los fluorosilicatos

La acción del HF sobre el material mineral tiene como efecto secundario la producción de fluorosilicatos, siendo necesario realizar tratamientos químicos para su eliminación. La mayoría de los autores utilizan HCl al 20% que permite disolverlos. Cuando el volumen de fluorosilicatos es elevado se puede aplicar HCl caliente (al baño maría). En muestras en las que se generan muchos fluorosilicatos, este proceso se puede repetir varias veces eliminándose el residuo sobrenadante mediante sucesivas centrifugaciones y lavados en caliente con agua destilada.

En nuestro caso se utilizó HCl al 20% en un baño maría a 90°C. Las muestras se metieron en tubos de centrifuga de polivinilo de clorato durante 30-40 min. Al finalizar cada sesión, el residuo se dejó enfriar 2 h y, posteriormente, se centrifugó a 2.200 r.p.m. para eliminar el sobrenadante. Para cada muestra, este proceso se repitió entre 3 y 5 veces.

Observaciones: En todas las muestras tratadas se produjeron gran cantidad de

fluorosilicatos que impidieron un buen lavado por decantación. Esto daba lugar a pérdidas de palinomorfos, que se apreciaron mediante frecuentes controles realizados sobre el sobrenadante. El problema se solventó aplicando lavados de agua destilada tras la eliminación de carbonatos en la fase del HCl.

Una vez que las muestras estuvieron libres de fluorosilicatos, se utilizó una parte de los residuos para montar las láminas para el análisis de las palinofacies. Después de la elaboración de estas láminas, el residuo restante se sometió a tratamientos complementarios.

- Eliminación de la materia orgánica no deseada

La fracción orgánica que acompaña a los dinoquistes es muy diversa e incluye partículas estructuradas (fito- o zooclastos) y no estructuradas (material orgánico amorfo, resinas y ácidos húmicos). Cuando está presente en gran cantidad en las rocas sedimentarias, esta fracción puede impedir el análisis palinológico. Por esta razón, se intenta suprimir de las preparaciones, aunque su eliminación selectiva depende de su naturaleza. Por ejemplo, para eliminar partículas estructuradas se utilizan métodos mecánicos, mientras que tanto éstos como los métodos químicos se usan con las partículas no estructuradas. FUNKHOUSER & EVITT (1959) y BROWN (2008) describieron varios métodos para aislar el contenido palinológico de materiales sedimentarios con alto contenido en materia orgánica como asfalto, petróleo, rocas bituminosas y carbón, utilizando ácidos sulfúrico (H_2SO_4), nítrico (HNO_3) y derivados, pirofosfato sódico ($\text{Na}_4\text{O}_7\text{P}_2$), alcohol etílico ($\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$), benceno (C_6H_6), acetona ($\text{C}_3\text{H}_6\text{O}$) y otros disolventes orgánicos. TRAVERSE (2007) indicó la utilización de reactivos básicos como la potasa (KOH), la sosa (NaOH) y el hidróxido de amonio (NH_4OH) para eliminar los ácidos húmicos.

En nuestro caso, el tratamiento con HNO_3 es el que proporcionó los mejores resultados y fue el utilizado preferentemente. En algunas ocasiones, se realizó un tratamiento alcalino de KOH después del tratamiento con HNO_3 para disolver los ácidos húmicos. MERTENS *et al.* (2009b) aconsejaron no aplicar este método y hacer una separación mediante ultrasonidos. Desafortunadamente, los diferentes ensayos que hemos realizado con nuestras muestras no han sido satisfactorios.

En concreto, se añadió en cada tubo HNO_3 diluido (10%) durante 10 min. Después, se detuvo la reacción con agua destilada y se centrifugó tres veces a 2.200 r.p.m. Tras esta fase, que se llevó a cabo en los mismos tubos de centrifuga, las muestras se oxidaron de nuevo con HNO_3 concentrado (60%) durante 30 min y, de manera similar, las reacciones resultantes se pararon con agua destilada y las muestras se centrifugaron tres veces a 2.200 r.p.m.

Para optimizar aún más la oxidación, a las muestras se les añadió KOH al 5% en los mismos tubos de centrifuga y se colocaron en un baño maría a 90°C durante 30 min. Después, las muestras se dejaron enfriar durante 2 h y, para eliminar el reactivo y la materia orgánica degradada, se lavaron con agua destilada y se centrifugaron tres veces a 2.200 r.p.m.

A continuación, se hizo un control con un microscopio óptico con el fin de comprobar si la materia orgánica amorfa se había eliminado por completo. Cuando esto no había ocurrido, se repetía el proceso descrito hasta tres veces más. Además, varias muestras debieron ser tratadas con el reactivo de *Schulze* porque seguían manteniendo una elevada proporción de materia orgánica amorfa que impedía una buena identificación de los palinomorfos.

Este reactivo, compuesto por una solución concentrada de HNO_3 saturada y clorato potásico (KClO_3), se añadió en los tubos de centrifuga dejándose reaccionar con las muestras durante 3-4 h y al cabo de ese tiempo se eliminó con agua destilada y tres centrifugaciones a 2.200 r.p.m.

Observaciones: Este método ha representado la parte más complicada de los trabajos desarrollados en el laboratorio. Se comprobaron pérdidas de palinomorfos tanto durante los

procesos de oxidación como en las centrifugaciones y, para minimizarlas, se utilizaron tubos de vidrio de fondo cónico. Asimismo, cuando las muestras eran poco productivas se utilizaron con el mismo propósito tubos *Eppendorf* de 2 mL.

La oxidación con reactivo de *Schulze* de las muestras más problemáticas no dio buenos resultados, ya que continuaban presentando una alta proporción de materia orgánica amorfa, por lo que para aclararlas se recurrió a las propiedades disgregantes del pirofosfato de sodio. Se prefirió no tratarlas con potasa o sosa como propuso TRAVERSE (2007), porque podrían inducir cambios selectivos en la morfología de ciertos dinoflagelados (SCHRANK, 1988).

El tratamiento con pirofosfato sódico dio unos resultados contradictorios, ya que en muchos casos se manifestó insuficiente para la eliminación de la materia orgánica amorfa y seguramente se hubieran obtenido mejores resultados si se hubiera combinado con otros tratamientos químicos (KOH) o mecánicos (ultrasonidos). En esta Tesis Doctoral no se utilizaron porque generaron problemas durante la tinción de los palinomorfs.

3.3.2. Tratamientos mecánicos

- Filtración

Los tamices y filtros constituyen un método importante para eliminar la materia orgánica no deseada y concentrar los palinomorfs. La filtración se suele realizar a través de un tamiz de luz de malla superior a 120 μm con el fin de eliminar fitoclastos, es decir, materia orgánica estructurada, fundamentalmente restos de cutículas y traqueidas; y con otro de luz de malla de 10 μm para eliminar los fitoclastos más pequeños y la materia orgánica amorfa desfloculada.

En este trabajo, la filtración de las muestras se realizó después del proceso de tinción que explicaremos más adelante (Fig. 3.1). Se colocaron los tamices de forma progresiva sobre un embudo *Buechner* que estaba conectado a una bomba de vacío *Millipore*. Se vertió el residuo sobre el filtro del tamiz y se añadió agua destilada. El tiempo del proceso varió según la composición orgánica de los residuos, siendo más corto en el caso de muestras con muchos fitoclastos y poca materia amorfa. Una vez efectuada la filtración, se recuperó el residuo en un cristalizador de cerámica. Éste se agitó de forma suave para eliminar los restos minerales que podían no haberse destruido durante el ataque químico. Por último, se trasvasó a tubos de centrifuga de vidrio con fondo cónico y se centrifugó durante 5 min a 2.200 r.p.m.

Observaciones: Se han usado tamices con distinta luz de malla. Durante los primeros ensayos los tamices tenían una luz de malla de 5 y 12 μm y los residuos de cada uno se analizaron con un microscopio con el fin de conocer en cuál de los dos se producía una mejor concentración de los palinomorfs. La adopción de una filtración única con un tamiz de 10 μm para conservar la fracción orgánica de mayor tamaño, permitió recuperar residuos de mejor calidad para su lectura con el microscopio. El tamiz de 5 μm no se consideró útil por retener una cantidad mayor de partículas no deseadas que impedían una buena lectura de las muestras. Al contrario, el tamiz de 12 μm proporcionó asociaciones mucho más limpias, pero no se utilizó cuando se comprobó que eran eliminados muchos palinomorfs de pequeño tamaño.

- Ultrasonidos

La acción de los ultrasonidos permite romper de manera efectiva los flóculos de materia orgánica insoluble y separarla de los palinomorfs (TRAVERSE, 2007). De forma adicional, FUNKHOUSER & EVITT (1959) señalaron que el uso de un surfactante impide que la materia orgánica se vuelva a concentrar en grumos.

Los ultrasonidos se aplicaron a las muestras durante períodos de 15 s, siempre después

de la oxidación. Este tratamiento se realizó trasladando las muestras a tubos de centrífuga de vidrio de fondo cónico o en tubos de *Eppendorf* de 2 mL.

Observaciones: El uso de esta técnica no proporcionó resultados significativos, aunque las muestras se vieron algo más libres de los restos de materia orgánica que como quedaron después de la oxidación. Tal vez los resultados hubieran sido mejores si las aplicaciones ultrasónicas hubieran sido de mayor duración, pero no se hicieron para evitar destruir los palinomorfos (MERTENS *et al.*, 2009b).

3.3.3. Tinción y montaje

- Tinción

La tinción es necesaria para poder determinar, con la ayuda de un microscopio óptico tradicional, un importante número de taxones de dinoflagelados. Además, se requiere cuando se ha realizado la oxidación de los residuos o cuando se han efectuado baños calientes con potasa (TRAVERSE, 2007). BROWN (2008) describió ocho tipos diferentes de tinción indicando que su uso estaba condicionado por el medio de montaje que se fuera a emplear.

Se utilizaron unas gotas de Safranina-O (en una solución comercial *Panreac* al 1%) durante 5-10 min después de la oxidación con el reactivo de *Schulze* y en los mismos tubos de centrífuga, a los que se añadieron una solución de alcohol etílico/agua destilada 50:50. Posteriormente, se lavaron tres veces centrifugando en alcohol etílico puro.

La fucsina básica se utilizó cuando las muestras se habían tratado previamente con potasa. La tinción con este colorante, al 1% (TRAVERSE, 2007), se hizo en tubos de centrífuga durante 5-10 min. En éstos, se había vertido previamente una pequeña alícuota de agua destilada y al cabo del tiempo indicado se efectuó un lavado por centrifugación. Después, se filtró la muestra teñida en un tamiz de 10 µm aplicando directamente sobre ella agua destilada.

Observaciones: Los dos colorantes usados, safranina-O y fucsina básica, tiñeron

satisfactoriamente los dinoflagelados estudiados. La safranina-O presentó mayor capacidad de tinción, coloreando también la materia orgánica amorfa (Fig. 3.2A). Cuando el volumen final del residuo era grande, para ser eficaz la tinción se tuvo que repetir dos veces.

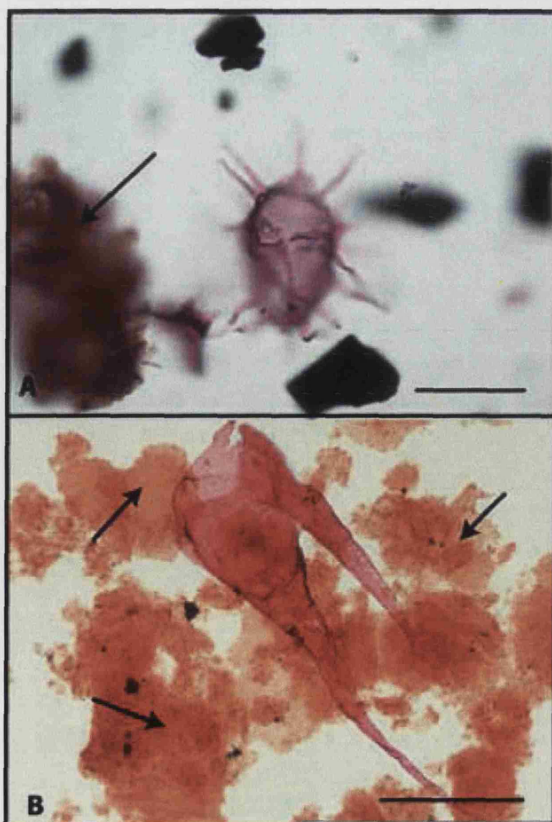


Figura 3.2. Efecto de las diferentes tinciones. Escala: 30 µm. A: Ejemplar de *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966 en vista dorsal (nivel PU22) que muestra un flóculo de materia orgánica amorfa teñida con safranina-O en su lado izquierdo (flecha); B: Hipoquiste de *Odontochitina costata* (ALBERTI, 1961) CLARKE & VERDIER, 1967 (nivel PU10B) rodeado por precipitados de safranina-O (flechas) inducidos por pirofosfato sódico.

Figure 3.2. Side-effects of stain. Scale bar: 30 µm. A: Specimen *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966 in dorsal view (sample PU22), a flake of amorphous organic matter stained by safranina-O (arrow) occurs on its left side; B: Hypocyst of *Odontochitina costata* (ALBERTI, 1961) CLARKE & VERDIER, 1967 (sample PU10B) surrounded by precipitates of safranina-O (arrows) induced by sodium pyrophosphate.

De forma excepcional, se produjo un tñido excesivo de los quistes, observándose palinomorfs muy oscuros.

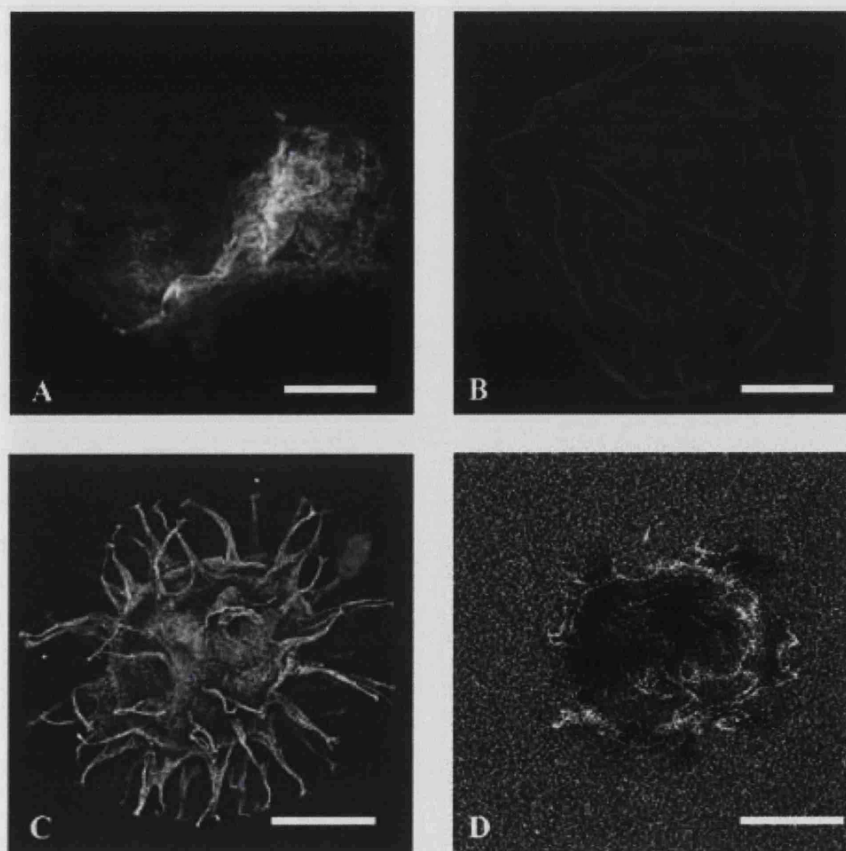
De forma negativa, las muestras que se habían tratado con pirofosfato sdico ($\text{Na}_4\text{O}_7\text{P}_2$) produjeron la precipitaci3n de los colorantes en la soluci3n (Fig. 3.2B). Por otro lado, las tinciones han resultado incompatibles con la aplicaci3n de microscopía confocal (Fig. 3.3), ya que provocaban un ruido constante en cada plano focal.

- Montaje

La observaci3n del material palinol3gico con un microscopio 3ptico de luz transmitida requiere el montaje en láminas transparentes (portaobjetos). Adem3s, para la fijaci3n y

Figura 3.3. Microfotografías de dinoquistes realizadas con microscopía confocal. Los ejemplares B-D se han tñido con safranina-O. Escala: 30 μm . A: *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (nivel FT26B) sin ruido de fondo por la ausencia de pigmentos; B: *Cribroperidinium exilicristatum* DAVEY, 1969 (nivel FT28), el ruido de fondo (presencia de puntos blancos) aumenta debido a una incipiente pigmentaci3n; C: *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov. (muestra PU14T) se pueden observar detalles morfol3gicos de la pared del dinoquiste a pesar de las interferencias producidas por el agente de tñi3n; D: *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (nivel PU6B), no se observan los procesos del quiste debido al ruido generado por la tñi3n.

Figure 3.3. Photomicrographs of dinocysts taken with a confocal scanning laser microscope. The specimens B-D are stained with safranina-O. Scale bar: 30 μm . A: *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (sample FT26B), the absence of background noise reflects the lack of staining agent; B: *Cribroperidinium exilicristatum* DAVEY, 1969 (sample FT28). The increase of background noise (white spots) is due to a weak pigmentation; C: *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov. (sample PU14T), the morphological details of the cyst wall are still distinguishable though the existence of a pigmentation agent; D: *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (sample PU6B), the noise prevents analyses of cyst processes.



conservación de los microfósiles se necesita utilizar un medio de montaje natural o sintético. BROWN (2008) describió la existencia de quince tipos diferentes de medios de montaje.

En este trabajo se han utilizado el DPX y la glicerogelatina que fueron elegidos por su bajo índice de refracción (TRAVERSE, 2007; BROWN, 2008) permitiendo una menor distorsión óptica. El DPX se usó cuando el residuo había sido previamente tratado con el reactivo de *Schulze* y teñido con safranina-O, y la glicerogelatina cuando se habían tratado con potasa y teñido con fucsina básica.

Para el montaje de una lámina con DPX, se vertió un alícuota 0,5 mL de residuo, previamente deshidratado con alcohol etílico, directamente sobre un cubreobjeto. Posteriormente, se aplicó el DPX sobre el portaobjetos y se selló con un cubreobjetos.

El segundo tipo de montaje se realizó colocando una pequeña cantidad de glicerogelatina y una alícuota de 0,5 mL sobre el portaobjetos. La aplicación de calor al portaobjetos produce la fluidificación de la glicerogelatina y la evaporación del agua de la alícuota. Con la ayuda de una varilla de vidrio se distribuye la mezcla para que quede homogénea. Antes de su enfriamiento, se aplica un cubreobjetos que se sella en caliente con parafina para evitar contaminaciones.

Observaciones: Añadir una gota de potasa o de acetona en los residuos antes del montaje permitió mejorar significativamente la lectura de las muestras. Sin embargo, esta adición alteró las propiedades ópticas del medio y de los palinomorfos. Así, las alícuotas tratadas con potasa presentaron palinomorfos translúcidos, mientras que la acetona les dio un aspecto vidrioso.

3.4. MICROSCOPIA

El microscopio utilizado de forma habitual durante la realización de esta Tesis Doctoral ha sido el óptico de luz transmitida. Éste ha permitido realizar identificaciones fidedignas de la mayor parte de los dinoquistes estudiados, así como hacer recuentos de más de 250 ejemplares por preparación. Como resultado, hemos podido diseñar diagramas polínicos, analizar distintos parámetros, como la diversidad, y aplicar análisis estadísticos multivariantes para obtener información paleoecológica y tafonómica, que nos han ayudado en la interpretación de las asociaciones micropaleontológicas identificadas.

Se han usado dos microscopios de las marcas Leica DME y Olympus BX51. Para el barrido de las muestras, fundamentalmente, se han empleado los objetivos de 40x, 63x (60x) y 100x, este último con la aplicación de aceite de inmersión. Las microfotografías se realizaron con cámaras acopladas a ambos microscopios, Leica DME y Color view IIIu, respectivamente.

Algunos de los ejemplares identificados con microscopía de luz transmitida que resultaron ser interesantes por su morfología, ornamentación o rareza, pero cuya observación detallada no era posible con la microscopía tradicional, se analizaron con microscopía óptica confocal. Esta técnica se aplicó en el Centro de Microscopía y Citometría de la UCM usando el sistema Biorad 1024 CLSM (*Zeiss Advanced Imaging Microscopy*).

Los palinomorfos fueron sometidos a una luz de longitud de onda específica (488, 594 y 633 nm) que les indujo la emisión de una radiación que se captó con un espectrofotómetro (PEYROT *et al.*, 2007a). Como resultado, se obtuvo una imagen detallada de la superficie de la pared de los dinoquistes así como de su estructura. La utilización de varios diafragmas de forma paralela permitió seleccionar un plano focal determinado y eliminar el ruido procedente de los planos desenfocados. Esta operación, que se realizó de forma repetitiva, ofreció una visión precisa de cada sección del palinomorfo y generó imágenes tridimensionales. Las imágenes confocales se realizaron con el programa *Leica LAS AF Lite*.

Para completar algunas de las descripciones taxonómicas se empleó un Microscopio Electrónico de Barrido (*JSM-6400 Scanning Microscope*) del centro de Microscopía Electrónica Luis Brú de la UCM. El montaje de las muestras se realizó sobre cilindros metálicos. Previamente,

éstas fueron deshidratadas en tubos *Eppendorf* con alcohol etílico al 70% y, posteriormente, con una solución de etanol al 100 %. Sobre los cilindros se adhirió una cinta conductora adhesiva de doble cara a la que se pegó un filtro blanco *Millipore* HA de 47 mm de diámetro y 0,45 μm de diámetro de poro. Con la ayuda de una micropipeta, se colocó la muestra sobre el filtro. Por último, se procedió a su metalización con una aleación de oro, en una metalizadora *Emitech K550 X*. Los resultados obtenidos permitieron realizar estudios de detalle de ejemplares con pared compleja (Fig. 3.4).

En el caso de ejemplares de identificación problemática se aplicaron técnicas mixtas de microscopía, estudiándolos en primer lugar con microscopía electrónica de barrido y en segundo, con microscopía óptica de luz transmitida y confocal. Este tipo de técnicas mixtas ha sido previamente aplicado con éxito a miosporas del Cretácico Superior de Siberia (HOFMANN & ZETTER, 2007) y de Austria (ZETTER *et al.*, 2002).

Para llevar a cabo esta técnica, se puso una alícuota de 0,5 mL de muestra sobre un cubreobjeto. A continuación, se procedió a una metalización con grafito en una metalizadora *Emitech K550 X*. La primera observación del material se realizó con microscopía electrónica. Después de haber realizado este primer estudio, se fijó el cubreobjeto sobre un portaobjeto con

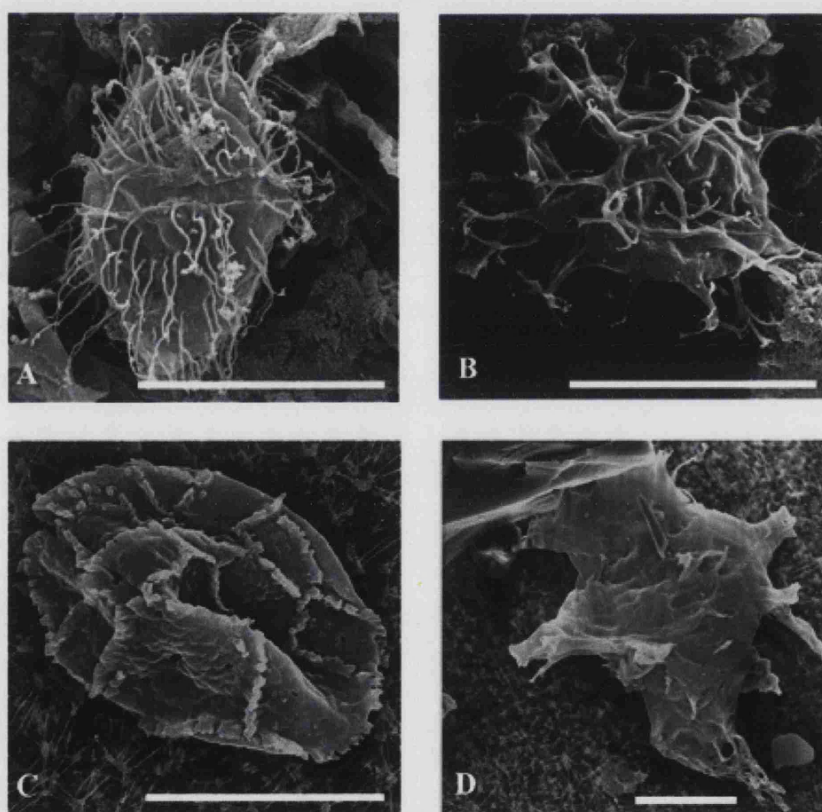


Figura 3.4. Microfotografías de dinoquistes obtenidas con Microscopía Electrónica de Barrido. Escalas: A–B: 30 μm , C–D: 20 μm . A: *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935 (nivel FT26B); B: *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (nivel FT26B); C: *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, 1960 (nivel FT23-1E); D: *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973 (nivel TA16M).

Figure 3.4. Scanning Electron Microscopy photomicrographs. Scale bar: A–B: 30 μm , C–D: 20 μm . A: *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935 (sample FT26B); B: *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (sample FT26B); C: *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, 1960 (sample FT23-1E); D: *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973 (sample TA16M).

la ayuda del medio DPX, obteniendo así una lámina palinológica apta para su estudio con microscopios ópticos (de luz transmitida o confocal). Las siguientes observaciones se hicieron en microscopios ópticos de luz transmitida y confocal. Como resultado, se pudieron obtener vistas de un mismo ejemplar con tres técnicas microscópicas diferentes (Fig. 3.5).

3.5. ESTUDIOS CUANTITATIVOS

3.5.1. Estudios de los dinoquistes

Durante el recuento, un dinoquiste era registrado cuando al menos se llegaba a observar el 50% de su cuerpo central. Los fragmentos de cuerpos centrales o de opérculos no se consideraron ya que estas piezas no son fiables o diagnósticas para identificar especies.

Para ser estadísticamente representativo, el número de dinoquistes contabilizados depende de varios factores como la diversidad de las muestras y la dominancia numérica de uno o varios taxones (MAGURRAN, 2003). Para averiguar el número de dinoquistes que se debían contar, se realizaron curvas de saturación específica siguiendo el método descrito por BIRKS & BIRKS (1980). Una curva de saturación, también llamada curva de acumulación específica (MAGURRAN, *op. cit.*) indica, para cada ejemplar contado (valor representado en el eje *x*), el número cumulativo de taxones determinados (valor representado por el eje *y*). El dominio de la curva donde se alcanza un número estable de taxones nuevos (zona de asíntota horizontal) refleja la diversidad de la muestra y es indicativo del número de especímenes que se deben contar. Este análisis fue llevado a cabo sobre un total de 8 muestras (2 muestras por cada sección) escogidas de manera aleatoria. De acuerdo con los resultados obtenidos (Fig. 3.6), la zona de asíntota horizontal fue alcanzada con recuentos comprendidos entre 200 y 300 ejemplares. Contajes con un número similar de palinomorfos se han llevado a cabo por diferentes autores y parecen representar de manera satisfactoria las asociaciones palinológicas (HEIMHOFER, 2004; TRAVERSE, 2007; KUENTZ, 2009). De manera similar, HAYEK & BUZAS (1997) recomendaron la recogida de muestras de igual tamaño e indicaron que un número de especímenes comprendido entre 200 y 500 por muestra era necesario para realizar una buena estimación de la diversidad ecológica.



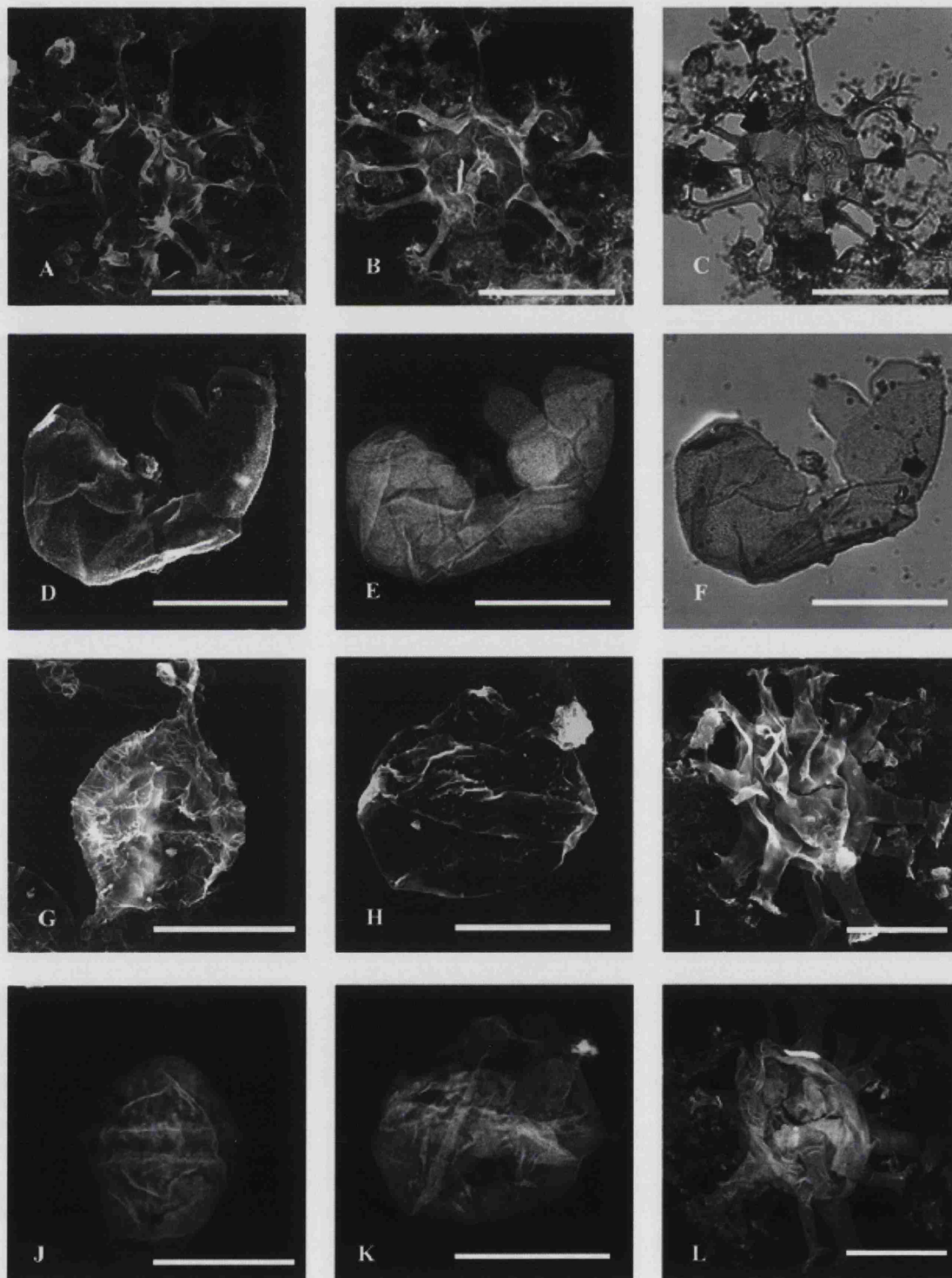
Figura 3.5. Microfotografías de dinoquistes obtenidas con distintos tipos de técnicas microscópicas.  Escala: 30 µm. A-C: *Oligosphaeridium complex* (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966 (nivel FT26B); A- Microscopía electrónica de barrido, B- Microscopía confocal (lado opuesto del dinoquiste con respecto a la fotografía anterior), C- Microscopía óptica de luz transmitida; D-F: *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987 (nivel FT26B), D- Microscopía electrónica de barrido, E- Microscopía confocal (lado opuesto del dinoquiste con respecto a la fotografía anterior), F- Microscopía óptica de luz transmitida. G, J: *Palaeohystrichophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & McRAE, 2009 (nivel FT26M), G- Microscopía electrónica de barrido, J- Microscopía confocal. H, K: *Gingiodinium cf. evitii* SINGH, 1983 (nivel FT26M), H- Microscopía electrónica de barrido, K- Microscopía confocal. I, L: *Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980 (nivel FT26M), I- Microscopía electrónica de barrido, L- Microscopía confocal.

Figure 3.5. Photomicrographs of specimens performed with mixed microscopical techniques. Scale  Bar: 30 µm. A-C: *Oligosphaeridium complex* (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966 (sample FT26B), A- Scanning electron microscopy (SEM), B- Confocal scanning laser microscopy (note that the opposite side of the cysts is focused with respect the SEM), C- Bright field light microscopy. D-F: *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987 (sample FT26B), D- Scanning electron microscopy, E- Confocal scanning laser microscopy (note that the opposite side of the cysts is focused with respect to the SEM), F- Confocal scanning laser microscopy. G, J: *Palaeohystrichophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & McRAE, 2009 (sample FT26M), G- Scanning electron microscopy, J- Confocal scanning laser microscopy. H, K: *Gingiodinium cf. evitii* SINGH, 1983 (sample FT26M), H- Scanning electron microscopy, K- Confocal scanning laser microscopy. I, L: *Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980 (sample FT26M), I- Scanning electron microscopy (SEM), L- Confocal scanning laser microscopy.

En este trabajo, se realizaron recuentos mínimos de 250 especímenes cada vez que la riqueza lo permitía. Aun así, algunas muestras resultaron tan pobres desde el punto de vista palinológico, que se tuvieron que realizar contajes de apenas unas decenas de ejemplares. A pesar del número reducido de especímenes, estos niveles concretos se tuvieron que considerar por su interés desde un punto de vista estratigráfico.



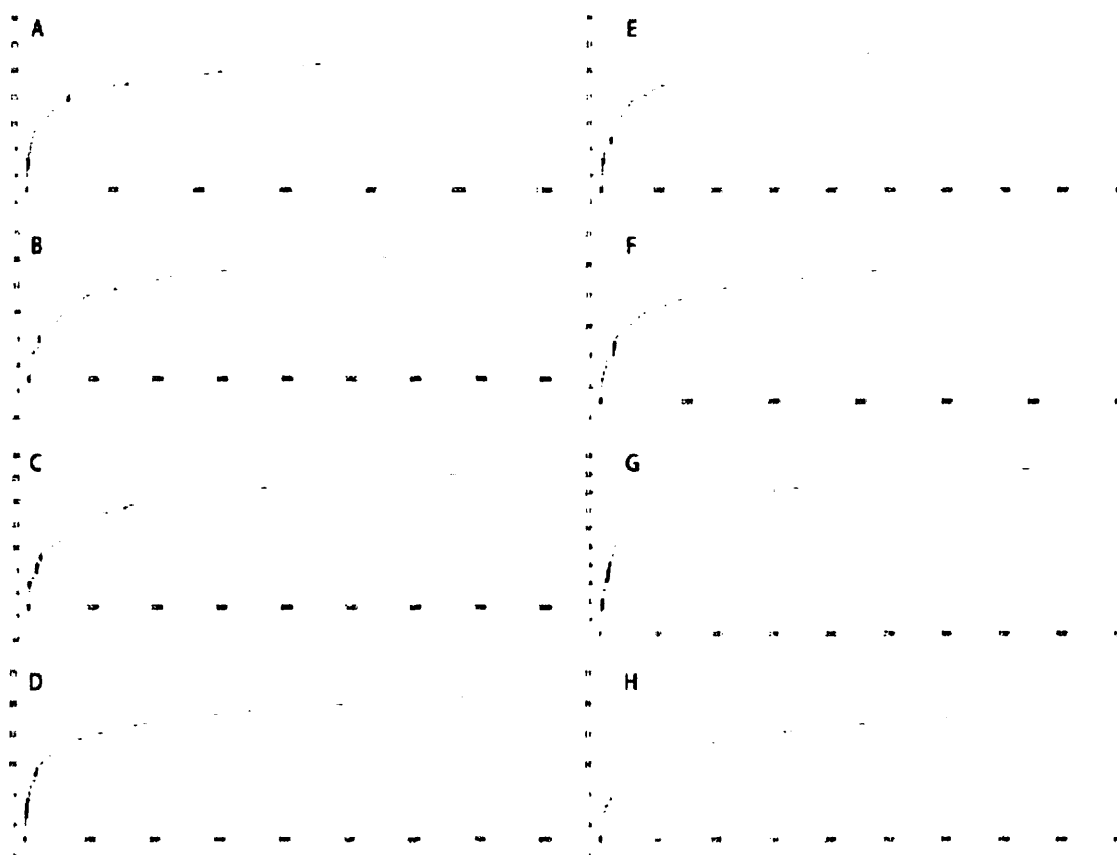


Figura 3.6. Curvas de acumulación específica obtenidas en varias muestras de las distintas secciones. A - PU14T; B - PU4T; C - FT25; D - FT26M; E - CO8M; F - CO8D; G - TA18; H - TA12M.

Figure 3.6. Specific accumulation curves obtained in various samples from the different sections. A - sample PU14T; B - sample PU4T; C - sample FT25; D - sample FT26M; E - sample CO8M; F - sample CO8D; G - sample TA18; H - sample TA12M.

3.5.2. Estudios de palinofacies

Este análisis se efectuó siguiendo la metodología descrita por STEFFEN & GORIN (1993) y FEIST-BURKHARDT & GÖTZ (2002). En cada una de las muestras tratadas, se contabilizaron entre 300 y 500 artefactos de la fracción orgánica.

Se distinguieron las clases de palinofacies siguientes: los fitoclastos traslúcidos (*translucent phytoclast*), los fitoclastos opacos (*opaque phytoclast*), el material orgánico amorfo (*amorphous organic matter*, AOM) y la totalidad de los palinomorfos (*total palynomorphs*). Para caracterizar esta última clase, se diferenciaron los siguientes grupos: los palinomorfos terrestres (*terrestrial palynomorphs*), los acritarcos y prasinofitos (*acritarchs & prasinophytes*), los dinoquistes (*dinocysts*) y las paredes orgánicas de foraminíferos (*foraminiferal test linings*).

3.5.3. Presentación de los resultados

Una vez realizados los recuentos a lo largo de la sección estratigráfica, el paso siguiente consistió en la representación de los datos numéricos de manera gráfica.

En esta Tesis Doctoral, los estudios cuantitativos se expresaron mediante los denominados “diagramas o espectros polínicos”. Se trata de un método sencillo en el que se consideran las frecuencias relativas de los diferentes taxones respecto al número total de taxones identificados (BIRKS & BIRKS, 1980). Una metodología similar fue utilizada con los diferentes

grupos analizados en las palinofacies.

Este método de representación porcentual tiene la ventaja de unificar los diferentes tipos de estudio y facilitar la comparación entre asociaciones procedentes de ámbitos sedimentarios y litológicos diferentes. Sin embargo, este tipo de esquematización está influenciada por los sesgos tafonómicos y ambientales que afectaron a cada asociación, por lo que no suele reflejar de forma fidedigna, ni la composición, ni la evolución de las comunidades vegetales a lo largo del tiempo. En este trabajo, para tratar de solventar este problema se han aplicado diversos tratamientos estadísticos a partir de los datos numéricos totales obtenidos tras el recuento de las muestras con el microscopio óptico de luz transmitida (Apéndice 2).

3.6. ANÁLISIS GEOQUÍMICOS

Para ver en qué medida las asociaciones fósiles de dinoquistes reflejaban los cambios paleoambientales del intervalo Cenomaniense-Turonense, se efectuaron una serie de análisis geoquímicos sobre algunas muestras características desde el punto de vista palinológico.

3.6.1. Análisis isotópico del Carbono

Se analizó el valor de $\delta^{13}\text{C}$ en la materia orgánica que contenían los sedimentos de la sección de Condemios en la que el desarrollo de las zonas de ammonites *Metoicoceras geslinianum* y *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* (Cenomaniense superior) era notable y se mostraba, por tanto, propicia para el estudio del evento oceánico anóxico del Cenomaniense superior. Los análisis fueron realizados en el Stable Isotope Laboratory (Universidad de Michigan, USA) sobre veintisiete muestras que fueron previamente preparadas en el Laboratorio de Micropaleontología del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias Geológicas de la UCM, con el objetivo de eliminar su contenido en carbono inorgánico.

Se pesaron y lavaron 10 g de cada una para evitar contaminaciones con material no deseado. A continuación, se procedió a su disgregación machacándolas en un mortero de ágata hasta conseguir una homogeneización del tamaño del grano. Se trataron con HCl (10%) manteniéndolas en vasos de precipitado de 500 mL hasta el final de la reacción, se les añadió agua destilada y se dejó decantar el residuo durante unas 8 h, repitiéndose el proceso cinco veces y midiendo en cada paso el valor del pH hasta que se neutralizó. El agua destilada se eliminó mediante filtración con la ayuda de una bomba de vacío y por último, las muestras se dejaron secar durante dos días en una estufa a unos 40°C con el fin de eliminar toda la humedad.

La determinación isotópica de las muestras se realizó mediante digestión ácida, utilizando un flujo continuo de helio en un espectrómetro de masas Finnigan Delta V Plus Advantage. Los viales donde se colocaron, alrededor de 6 a 7 mg de muestra descarbonatada, fueron sometidos a una temperatura de 90°C, y en cada uno de ellos se introdujo helio de manera automática antes de añadir H_3PO_4 .

El $\delta^{13}\text{C}$ fue obtenido y calibrado con los estándares IAEA 600 cafeína y IAEA CH6 sucrosa con una reproductibilidad de $\pm 0,12\%$. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se expresaron como δ - por mil respecto al estándar isotópico internacional Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB).

3.6.2. Análisis del Carbono Orgánico Total y de los carbonatos

El Carbono Orgánico Total (*Total Organic Carbon* o TOC) se calculó sobre las veintisiete muestras de la sección de Condemios, utilizando los mismos materiales que sirvieron para el análisis isotópico, de forma que se tuviera la máxima correspondencia entre los datos procedentes de los distintos análisis. Se utilizó un analizador ThermoFinnigan Flash EA 1112

en los *Servizos de Apoio á Investigación de la Universidade da Coruña*. Previamente, las muestras fueron descarbonatadas y trituradas en el laboratorio siguiendo el mismo protocolo que en el análisis isotópico.

El contenido en CaCO_3 del material de la sección de Condemios fue determinado en el Departamento de Mineralogía y Petrología de la Universidad del País Vasco. El análisis se realizó utilizando un calcímetro de Bernard cuyo error experimental no superaba el 4%.

3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

3.7.1. Estudio de la diversidad

La diversidad biológica, también llamada “biodiversidad” (MAGURRAN, 2003) puede definirse como “la riqueza y la variedad [...] de comunidades ecológicas naturales” (PIELOU, 1975). Recientemente, MAGURRAN (*op. cit.*) definió la diversidad como “la variedad y abundancia de las especies en una unidad definida de estudio” incorporando, por tanto, en la abundancia y su variabilidad, nociones que serán las que se utilizarán en este trabajo. El número de especies así como la relación que estas mantienen entre sí (abundancia) son datos que suelen indicar la productividad interna y la estabilidad de cualquier sistema ecológico actual. En el caso de datos paleontológicos es necesario tener en cuenta que las asociaciones fósiles no son el reflejo exacto de la comunidad viva a la que representan. Intervienen una serie de factores tal como el tipo de muestreo, el tamaño y la morfología de los restos que fosilizan o los mecanismos tafonómicos, tanto bioestratinómicos como fosildiagenéticos, que generan una alteración de la señal.

Así mismo, el estudio del registro fósil de los dinoflagelados es todavía más sesgado debido a la selección que se produce durante la formación de los quistes de resistencia. Este es un fenómeno que no ocurre con igual frecuencia en todos los grupos de dinoflagelados y que suele presentar ciertas variaciones en el tiempo de acuerdo con factores ecológicos todavía desconocidos (EVITT, 1985). Además, dentro de los quistes de resistencia, solamente pueden fosilizar aquellos que incorporan dinosporina en su pared. Por lo tanto, existe un importante número de factores que pueden haber actuado sobre las asociaciones fósiles reconocidas y, ante la imposibilidad de identificar dichos factores de manera segura así como ante la dificultad de cuantificar de modo preciso sus efectos, resulta difícil la obtención de inferencias de tipo paleoecológico a partir de ellas. Sin embargo, parece que el estudio de la diversidad de asociaciones de dinoquistes ha proporcionado a varios autores (SCHRANK, 1984; LI & HABIB, 1996; PEARCE *et al.*, 2009) informaciones palaeoecológicas interpretables y relevantes.

La diversidad de una comunidad ecológica se suele reflejar mediante índices de diversidad. MAGURRAN (2003) describió quince índices diferentes para evaluar la diversidad de comunidades biológicas que se pueden reunir en dos tipos principales, unos que sirven para medir la riqueza en especies, y otros la abundancia proporcional de estas especies. Los primeros (índices de riqueza de especies) esencialmente son una medida del número de especies en una unidad de muestreo determinada. Dentro de esta categoría, hemos utilizado la riqueza específica R (“*species richness*”, MCINTOSH, 1967) que se puede definir como el número total de especies identificadas en una muestra. Según esta autora, la riqueza específica es el más antiguo y más intuitivo de los índices de diversidad, siendo el que se ha utilizado de forma habitual en los estudios palinológicos de materiales del Mesozoico (BEGOUEN, 1993), y teniendo la ventaja de permitir su comparación con los datos cualitativos publicados en muchos trabajos anteriores. Sin embargo, la riqueza específica tiene el inconveniente de aumentar con el tamaño de la muestra, es decir, con el número de especímenes observados. Para paliar este problema, se ha usado un índice de la segunda categoría que se basa en la abundancia proporcional de especies y, que tal como señaló MAGURRAN (*op. cit.*), pretende resolver la riqueza y la uniformidad específica

con una expresión sencilla. Se ha seleccionado el índice de diversidad de Shannon H , también llamado índice de Shannon-Wiener, en el que se tiene en cuenta tanto el número de taxones como el número total de especímenes contabilizados y que tiene la ventaja de variar en función de la riqueza específica y de la homogeneidad de la muestra (HAYEK & BUZAS, 1997). Sus valores se encuentran entre 0, para las comunidades o asociaciones con un único taxón a valores más altos, y 5 para comunidades o asociaciones constituidas por un elevado número de taxones. De forma general, se suelen obtener valores entre 1 y 3.

Se calcula mediante la fórmula:

$$H = -\sum p_i \ln p_i \quad (\text{fórmula 1})$$

donde

$$p_i = n_i / N$$

y

n_i es el número de ejemplares por especie

N el número total de ejemplares

3.7.2. Análisis de correlación

Los distintos niveles muestreados se pueden correlacionar a partir del contenido en especies y de manera similar, las especies pueden experimentar agrupamientos preferenciales en función de sus afinidades paleoecológicas. En este caso, un estudio cuantitativo que tenga en cuenta la composición de las asociaciones así como la abundancia de las especies que las integran puede ofrecer una información paleoecológica relevante (SOKAL & ROHLF, 1981).

A partir de las frecuencias relativas de los taxones observados, se llevó a cabo un análisis de correlación que permitió estimar qué especies presentan afinidades paleoecológicas similares. Para llevar a cabo este análisis en las asociaciones se calculó el coeficiente de correlación de Spearman r_s , que es una medida no paramétrica que describe la dependencia estadística de dos variables. Al contrario que otros coeficientes de correlación (por ejemplo el coeficiente de Pearson), se basa en categorías de rango de abundancias y no en las abundancias mismas, lo que permite su utilización con datos que no tienen una distribución normal (KOVACH, 1989). Además, de manera similar a otros coeficientes de correlación, éste oscila entre -1 y +1, indicando con esto, asociaciones negativas y positivas. El valor 0 refleja que no hay ninguna correlación.

Se calcula mediante la fórmula:

$$r_s = (6 \sum d_i^2) / [n(n^2 - 1)] \quad (\text{fórmula 2})$$

donde

d_i es la diferencia entre los valores ordenados en categoría de rango de abundancias

n es el número de taxones

3.7.3. Métodos multivariantes

Se han encontrado dificultades para caracterizar las asociaciones registradas desde un punto de vista paleoecológico cuando éstas presentaban una elevada diversidad. Asimismo, ha sido difícil obtener conclusiones de su evolución a lo largo del tiempo. De acuerdo con PRENTICE (1980, 1986), la aplicación de métodos estadísticos multivariantes es una herramienta esencial para poder llegar a comprender el significado ecológico de una asociación fósil. Existen numerosos métodos pero en el presente trabajo sólo se han utilizado el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis de Redundancia (ARD). Ambos se han elegido porque son técnicas que permiten tratar variables que experimentan una respuesta lineal con respecto a un factor ambiental que tiene un gradiente de variación pequeño. Existen diferentes formas

en que una población de una determinada especie responde a los cambios de una variable ambiental cuantitativa. Se dice que su respuesta es uni- o polimodal con respecto a un factor ambiental determinado, cuando la presencia o abundancia de una especie experimenta uno o varios máximos frente a cambios en este factor. Por el contrario, cuando representa una relación lineal creciente o decreciente, la respuesta es lineal. En el caso de las secciones estudiadas, las presencias y abundancias de dinoquistes revelaron respuestas lineales lo que permitió la selección de estas técnicas.

En las secciones de Puente de Yedra, Fuentetoba y Tamajón se utilizó el ACP, para poder relacionar las especies entre sí teniendo en cuenta los diferentes ambientes de sedimentación. El ACP tiene como objetivo fundamental reducir el número de variables estimadas en un pequeño conjunto sin pérdida de información. Asimismo, detecta la estructura de las relaciones entre variables. Es decir, se trata de un método de ordenación que es muy útil para desvelar variables ambientales o paleoambientales que explican la distribución de los taxones en cada una de las secciones.

Existen varios métodos matemáticos que permiten llevar a cabo estas ordenaciones. En esta Tesis Doctoral se utilizaron los algoritmos iterativos desarrollados por TER BRAAK (1987), que se presentan como los más eficientes para reducir las variables estudiadas (LEGENDRE & LEGENDRE, 1998: 593-594).

De acuerdo con este procedimiento matemático, el ACP es un método que emplea un algoritmo reiterativo cuya función consiste en extraer una serie de combinaciones lineales de variables, llamados ejes de ordenación. El algoritmo empleado maximiza la varianza retenida por nuevas variables (factores) que son combinaciones lineales de las variables originales. Los factores retienen la variación restante siendo entre sí independientes ($r=0$). En otras palabras, si se considera el rango de distribución de un taxón de acuerdo con los lugares de muestreo (distintas secciones), el algoritmo permite calcular un término que explica la dispersión de cada taxón respecto a las secciones estudiadas.

Para llevar a cabo la elaboración de las componentes principales, se debe calcular unos valores para los diferentes taxones considerados llamados *scores* o coeficientes de puntuación de taxón. En correspondencia se calculan los coeficientes de puntuación de los taxones y de los niveles, y luego se estandarizan para terminar siendo las propias coordenadas de cada uno en los nuevos ejes o dimensiones. Si esos coeficientes de puntuación son las coordenadas finales en los ejes se traducirían como "coordenadas". Si todavía no son las coordenadas definitivas, se traducirían como "peso".

Este cálculo se asimila a una pendiente que se realiza durante una regresión lineal. Los coeficientes de la puntuación de taxón se calculan con la fórmula:

$$b_k = \sum (y_{ik}x_i) \quad (\text{fórmula 3})$$

donde

y_{ik} es la abundancia del taxón k en el sitio i

x_i es el coeficiente de puntuación del sitio i

b_k es el coeficiente de puntuación del taxón k (parámetro de la pendiente)

Cabe destacar que se trata de un proceso reiterativo en el cual se deben introducir inicialmente los coeficientes de la puntuación de sitios x_i arbitrarios. Una vez aplicada la fórmula 3 se obtienen los coeficientes de la puntuación de los taxones. Con éstos, se pueden calcular nuevos coeficientes de puntuación de sitios que no serán arbitrarios de acuerdo con la fórmula:

$$x_i = \sum (y_{ik}b_k) \quad (\text{fórmula 4})$$

donde

b_k es el coeficiente de puntuación del taxón k (obtenido con la fórmula 3)

y_{ik} es la abundancia del taxón k en el sitio i

x_i es el coeficiente de puntuación del sitio i (parámetro de la pendiente)

Este proceso se repite varias veces para obtener unos coeficientes de puntuación de sitios y especies estables (e independientes de los valores de principio arbitrariamente elegidos).

Cuando los parámetros métricos ambientales o paleoambientales se conocen *a priori* y se busca su relación con comunidades biológicas o asociaciones fósiles, se utilizan los análisis multivariantes de gradiente directo (*direct gradient analysis*) (WHITTAKER, 1967). Existen diversas técnicas estadísticas para realizar este análisis de gradiente directo (TER-BRAAK & SMILAUER, 2002) y en el presente estudio se ha aplicado un Análisis de Redundancia (ARD), porque permite tratar variables que experimentan una respuesta lineal con respecto a un factor ambiental.

Para llevar a cabo el ARD, se seleccionó la sección de Condemios porque permitía realizar una buena comparación del Cenomaniense superior (zonas de *M. geslinianum* y *S. (J.) subconciliatus*) con otras áreas en las que se habían llevado a cabo estudios muy detallados (TSIKOS *et al.*, 2004) del evento oceánico anóxico, y por tanto ofrecía un marco excelente para intentar determinar con precisión los posibles cambios paleoambientales relacionados con dicho evento.

El ARD se puede considerar como un ACP constreñido que identifica tendencias en un conjunto de variables (muestras/especies) que están linealmente relacionadas con otras variables (en este caso, paleoambientales) llamadas explicativas (TER-BRAAK & SMILAUER, 2002). Al contrario que en el ACP, los coeficientes de puntuación de las especies se relacionan con los coeficientes de puntuación de las muestras derivados de las variables paleoambientales. El ARD también se puede asimilar a una regresión multivariante donde las combinaciones lineales entre especies se calculan de acuerdo con variables paleoambientales. Sin embargo, al contrario de una regresión lineal, el ARD se ocupa de calcular gradientes que explican simultáneamente la abundancia de todas las especies y no gradientes para cada especie en particular.

En una primera etapa, se puede describir la relación que existe entre una regresión lineal y un ARD unidimensional (con un eje único de ordenación). Partiendo de una regresión lineal, la abundancia de cada especie se calcula por separado a partir de una variable x (llamada variable explicativa) según el modelo:

$$y_{ik} = a_k + b_k x_i + error \quad (\text{fórmula 5})$$

donde

y_{ik} es la abundancia de la especie k en el sitio i

x_i es el valor conocido (medido) de la variable explicativa en el sitio i

a_k y b_k son los coeficientes desconocidos de la regresión

Suponiendo el conjunto de variables explicativas $\{x_i\}$ desconocido, el ARD va a forzar o “constreñir” (*sensu* ESCUDERO *et al.*, 1994) sus valores para que sean una combinación lineal de las variables ambientales conocidas. Con dos variables ambientales, la variable explicativa x_i se calcula de acuerdo con la fórmula:

$$x_i = c_1 z_{i1} + c_2 z_{i2} \quad (\text{fórmula 6})$$

donde

x_i es la variable explicativa,

c_1 y c_2 son los coeficientes canónicos y

z_{i1} y z_{i2} son los valores de los parámetros (paleo) ambientales del sitio i

Cambiando la expresión de x_i en la fórmula 5, obtendremos el modelo:

$$y_{ik} = a_k + b_k c_1 z_{i1} + b_k c_2 z_{i2} + error \quad (\text{fórmula 7})$$

El ARD estima los parámetros a_k , b_k y c_1 y c_2 a partir del conjunto de las abundancias de las especies $\{y_{ik}\}$ y del conjunto de los valores de los parámetros (paleo)ambientales $\{z_{ij}\}$.

Si, ahora, se definen:

$$d_{1k} = b_k c_1 \quad \text{y} \quad d_{2k} = b_k c_2$$

el modelo de ARD se definirá como una regresión múltiple:

$$y_{ik} = a_k + d_{1k} z_{i1} + d_{2k} z_{i2} + error \quad (\text{fórmula 8})$$

De acuerdo con la fórmula 9, el ARD unidimensional puede asimilarse a una regresión múltiple para todas las especies simultáneamente (es decir a una “regresión multivariante”) con unas constricciones lineales realizadas sobre los coeficientes de regresión. En el caso normal, el ARD es multidimensional. Las fórmulas anteriores se pueden extender a las siguientes dimensiones. Con n dimensiones, obtenemos el modelo siguiente:

$$y_{ik} = a_k + b_{k1} x_{i1} + b_{k2} x_{i2} + \dots + b_{ks} x_{is} + error \quad (\text{fórmula 9})$$

donde se pueden reemplazar x_{is} y, luego, $b_{ks} c_{js}$ de la misma manera que anteriormente.

Esta serie de algoritmos permiten relacionar los efectos de los parámetros ambientales sobre especies o muestras. Los resultados tanto de los ACP como de los ARD son gráficos que representan un espacio de dimensión reducida (generalmente bi- o tri-dimensional) denominado diagrama de ordenación, y que está formado por ejes llamados componentes principales o componentes canónicos (para ACP y ARD, respectivamente).

4. CONTEXTO GEOGRÁFICO Y MARCO GEOLÓGICO

4.1. SITUACIÓN GEOGRÁFICA

En esta Tesis Doctoral se han estudiado desde el punto de vista micropaleontológico y bioestratigráfico los materiales del Cenomaniense superior y el Turoniense inferior que se encuentran en los alrededores de las localidades de Puente de (PU), Fuentetoba (FT), Condemios (CO) y Tamajón (TA) (Fig. 4.1).

El afloramiento de Puente de (Fig. 4.2A) se sitúa al E de la Cordillera Cantábrica, en el N de la Provincia de Burgos. En concreto, la sección se encuentra en el valle del río Nela, al O de la localidad de Puente de, tiene una topografía media de unos 700 m y se encuentra en la Hoja de Villarcayo (nº 109) del Mapa Geológico de España (longitud: 3°42'02" O; latitud: 42°58'28" N). Se puede acceder fácilmente a ella desde la carretera BU-561 que une dicha localidad con la de Brizuela.

El afloramiento de Fuentetoba (Fig. 4.2B) se encuentra en la zona limítrofe entre el S de la Sierra de Cameros y la Cuenca de Almazán en el centro de la Provincia de Soria, y está localizada en la Hoja de Cabrejas del Pinar (nº 349) del Mapa Geológico de España (longitud: 2°33'33" O; latitud: 41°47'06" N). En concreto, el afloramiento se localiza en la ladera SE del Cerro de Picofrentes a una altura media de 1.250 m.

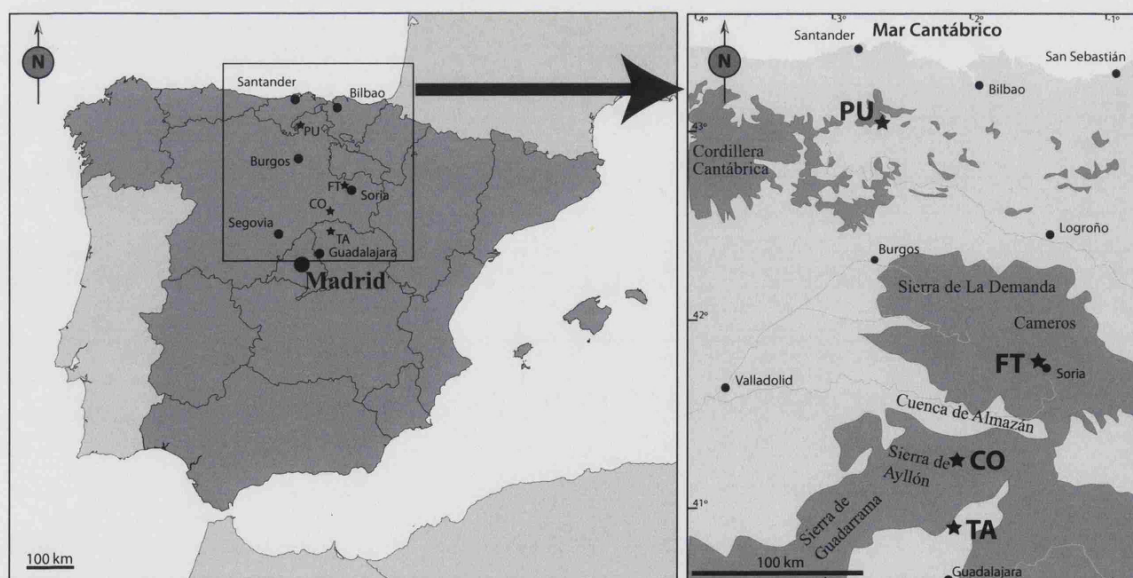


Figura 4.1. Situación geográfica de los afloramientos estudiados. PU - Puente de; FT - Fuentetoba; CO - Condemios; TA - Tamajón.

Figure 4.1. Geographical location of the studied sections. PU - Puente de; FT - Fuentetoba; CO - Condemios; TA - Tamajón.

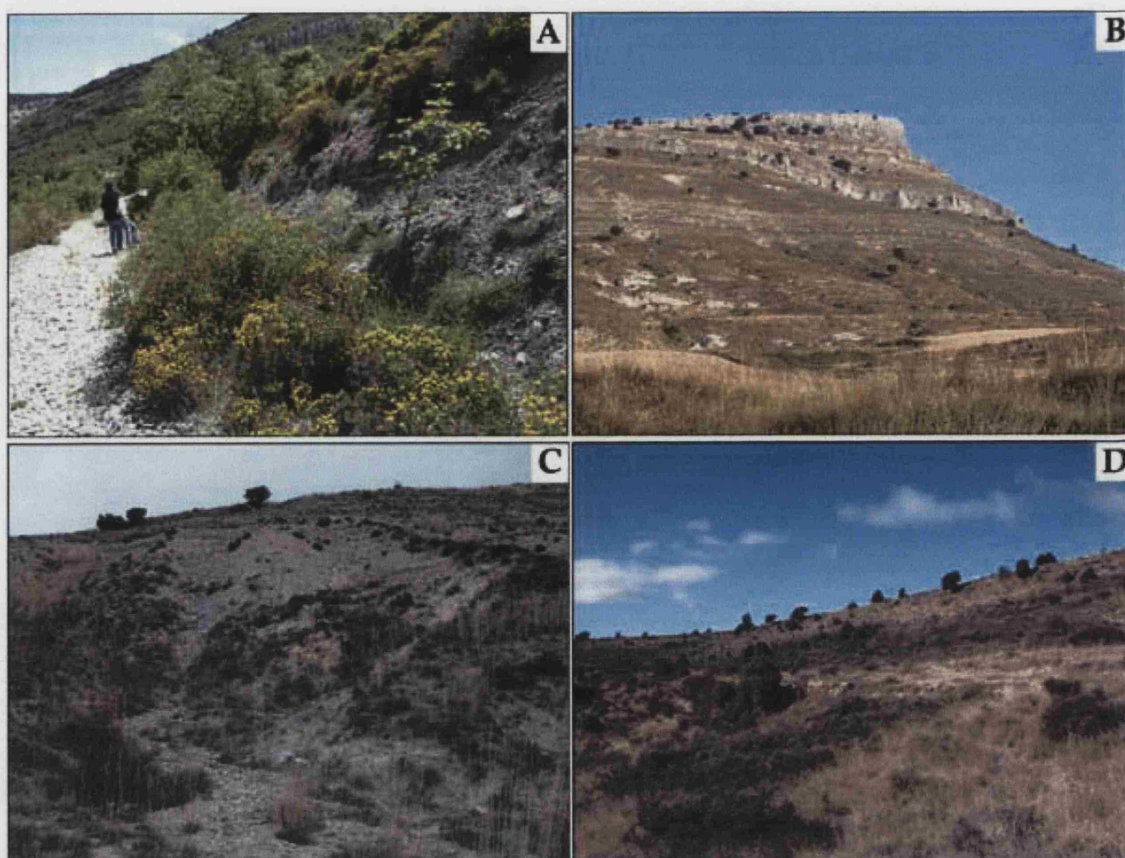


Figura 4.2. Vistas generales de las secciones estudiadas. A: Puente de Ibañeta; B: Fuentetoba; C: Condemios; D: Tamajón.

Figure 4.2. General views of the studied sections. A: Puente de Ibañeta; B: Fuentetoba; C: Condemios; D: Tamajón.

El afloramiento de Condemios (Fig. 4.2C) se halla al N de la localidad Condemios de Arriba y se encuentra en la Hoja de Atienza (n° 433) del Mapa Geológico de España (longitud: 3°07'21" O; latitud: 41°13'35" N). La sección se encuentra entre los kilómetros 1,05 y 1,65 de la carretera secundaria que une Condemios de Arriba con Campisábalos, en el extremo meridional de la Sierra de Ayllón. La sección tiene una topografía media en torno a los 1.390 m.

El afloramiento de Tamajón (Fig. 4.2D) se localiza al S del municipio del mismo nombre en el centro de la Provincia de Guadalajara y está localizado en la Hoja de Valdepeñas de la Sierra (n° 485) del Mapa Geológico de España (longitud: 3°14'06" O; latitud: 40°58'59" N). Concretamente, está situado en el flanco S de la Sierra de Ayllón, al E de la carretera CM-1400 que une las localidades de Humanes y Tamajón. Se sitúa aproximadamente a unos 840 m sobre el nivel del mar.

4.2. CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

4.2.1. Contexto paleogeográfico

Durante el Cenomaniense–Turonense, la Península Ibérica constituía una unidad tectónica diferenciada llamada Subplaca Ibérica y que se situaba entre los 33° y 24° de latitud N (SIBUET & COLETTE, 1991). Su parte central estaba ocupada por una extensa plataforma carbonatada denominada Rampa o Plataforma Castellana (FLOQUET, 2004), también llamada Cuenca Ibérica o Surco Ibérico (SEGURA *et al.*, 1996; BARROSO-BARCENILLA, 2006). Desde el punto de vista paleogeográfico, la Plataforma Castellana terminaba al N en la Cuenca Vasco-Cantábrica que estaba constituida por tres subcuencas de S a N: la Plataforma Norcastellana

(PNC), el Surco Navarro-Cántabro (SNC), y la Cuenca Vasca (CV) (*sensu* FLOQUET, 2004); al O estaba limitada por La Meseta y el Macizo de Asturias y al E por el Macizo del Ebro, abriéndose en su parte meridional al Mar del Tethys, mediante la Plataforma Levantina (Fig. 4.3B).

Según FLOQUET (2004), las fallas de Bilbao (fb) y de las Losas (flo) limitarían la Cuenca Vasca, el Surco Navarro-Cántabro y la Plataforma Norcastellana, mientras que el umbral del Ebro (eb) separaría el último conjunto mencionado de la Plataforma Castellana (Fig. 4.3B). Dentro de la Plataforma Castellana, este autor diferenció la Plataforma Castellana Central (PCC) y la Plataforma Castellana Meridional (PCM), separadas por un Umbral Central (uc) cuya localización corresponde al extremo E de la Sierra de Guadarrama.

En términos generales, los afloramientos estudiados forman parte de una banda de dirección NW-SE, constituida por una potente serie sedimentaria cretácica, en su mayor parte carbonática, a veces dolomítica, o con marcada influencia terrígena. Estos sedimentos se depositaron sobre grandes superficies en ambientes generalmente muy poco profundos y en ocasiones homogéneos. Las discontinuidades son numerosas y algunas suponen interrupciones sedimentarias importantes.

El área de estudio considerada se ha dividido, desde el punto de vista geológico, en dos grandes sectores separados por la Cuenca del Ebro (Fig. 4.3A).

4.2.2. Contexto geológico

- Sector Norte

El conjunto de los afloramientos que se incluyen en la Cuenca Vasco-Cantábrica están limitados al O por una región hercínica correspondiente a la Cordillera Cantábrica, al E por el Macizo Cinco Villas en el extremo occidental del Pirineo Axial (WIEDMANN, 1960) y al S por la Cuenca terciaria del Ebro (Fig. 4.3A). Comprende el afloramiento de Puente de Ebro.

Su individualización geológica finijurásica-eocretácica es el resultado de una evolución *post-rift* relacionada con la apertura del Océano Atlántico Norte y que corresponde a un margen pasivo en un contexto subsidente y distensivo. En el NO afloran unidades esencialmente paleozoicas, constituidas por areniscas y esquistos de color gris-azulado, alternando con series detríticas y carbonáticas que afloran de modo discontinuo. Los materiales del Triásico corresponden a afloramientos diapíricos de facies Keuper constituidos por arcillas abigarradas de colores rojos y verdes, a menudo con abundante yeso y halita. Este proceso diapírico refleja parcialmente los accidentes profundos correspondientes a las fallas de Bilbao (fb), Las Losas (fl) y Pamplona (fp), entre otras (Fig. 4.3B). El Jurásico, menos extendido, está principalmente representado por unidades de calizas y margas de colores de gris a ocre amarillento. El Cretácico Inferior, que ocupa una importante extensión, incluye materiales siliciclásticos como areniscas, arenas y cantos, arcillas más o menos ricas en arenas, y materiales carbonáticos menos expandidos. El Cretácico Superior está representado por potentes unidades carbonáticas, y presenta especialmente bien expuestas las calizas y dolomías del Turoniense superior, Coniaciense y Santoniense que forman crestones típicos, fácilmente observables en toda la región.

Este conjunto sedimentario sufrió varios plegamientos y deformaciones durante las distintas fases de la Orogenia Alpina. En este contexto tuvo lugar la sedimentación de materiales terciarios, constituidos por facies detríticas que incluyen las facies arcillosas, arenosas, y conglomerados de colores rojos y ocre de edad Oligoceno-Plioceno, que se encuentran discordantes sobre las calizas cretácicas. El Cuaternario es esencialmente aluvial y se localiza en las terrazas de los ríos.

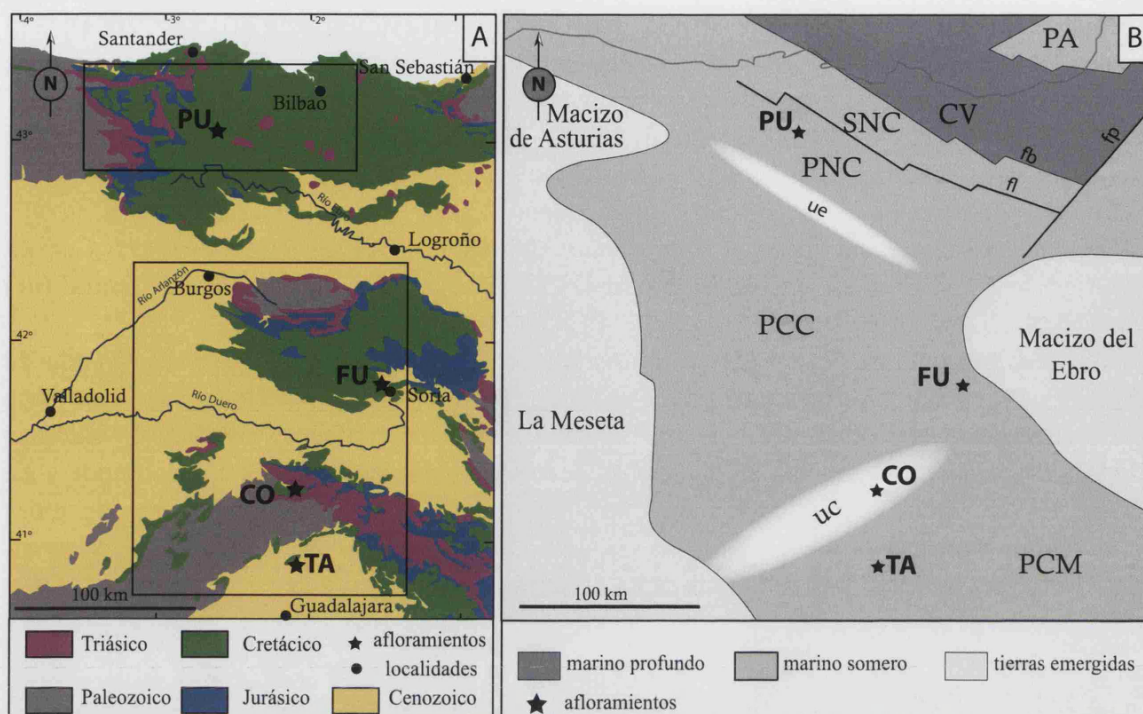


Figura 4.3. Esquemas geológico (A) y paleogeográfico (B) de la Plataforma Castellana durante el intervalo Cenomaniense-Turonense. Secciones: PU - Puentevedy; FT - Fuentetoba; CO - Condemios; TA - Tamajón. Conjuntos paleogeográficos: PA - Plataforma de Aquitania; CV - Cuenca Vasca; SNC - Surco Navarro-Cantabro; PNC - Plataforma Norcastellana; PCC - Plataforma Castellana Central; PCM - Plataforma Castellana Meridional; uc - umbral central; ue - umbral del Ebro. Accidentes tectónicos: fb - falla de Bilbao; fl - falla de las Losas y fp - falla de Pamplona. Esquema geológico modificado del Mapa Geológico de España 1:500.000. Esquema paleogeográfico modificado de FLOQUET (1991, 1998).

Figure 4.3. Geological (A) and palaeogeographical (B) scheme of Castilian Platform during the Cenomanian-Turonian. Sections: PU - Puentevedy; FT - Fuentetoba; CO - Condemios; TA - Tamajón. Palaeogeographic domains: PA - Aquitanian Platform; CV - Basque Basin; SNC - Navarro-Cantabrian distal ramp; PNC - Castilian Platform-Northern Domain; PCC - Castilian Platform-Central Domain; PCM - Castilian Platform-Southeastern Domain; uc - central high; ue - Ebro high. Structural lines: fb - Bilbao fault; fl - las Losas fault and fp - Pamplona fault. Geological scheme modified from the Mapa Geológico de España 1:500.000. Palaeogeographic scheme modified from FLOQUET (1991, 1998).

- Sector Sur

Comprende las sierras de La Demanda y de Ayllón, mayoritariamente paleozoicas, la Sierra de Cameros, principalmente constituida por materiales mesozoicos, y las cuencas terciarias del Duero en su parte NO y del Tajo en su parte S. Incluye los afloramientos de Fuentetoba, Condemios y Tamajón (Fig. 4.3A).

Los materiales precámbricos y paleozoicos están constituidos por gneises, pizarras, esquistos y cuarcitas. Los materiales triásicos están ampliamente distribuidos según una orientación SE-NW, distinguiéndose las facies típicas del Triásico alpino: las Facies Buntsandstein detríticas en la que predominan los conglomerados de carácter brechoide con un gran porcentaje de matriz rojiza que incorpora componentes arenosos y cuarcíticos; las Facies Muschelkalk, bien representadas y fundamentalmente constituidas por calizas, a veces, dolomíticas y, como sucede en la zona N, las Facies Keuper compuestas por arcillas abigarradas de colores rojos y verdes que a menudo incluyen yeso y halita.

Contrariamente a lo que sucede en la Cuenca Vasco-Cantábrica, el Jurásico en este sector está bien representado por facies muy variadas que van desde potentes sucesiones de calizas,

dolomías y alternancias de calizas y calizas margosas fosilíferas, hasta calcarenitas y areniscas. Esta bien expuesto en amplias áreas al N y E de la Sierra de Cameros y en la Rama Castellana de la Cordillera Ibérica. Los materiales del Cretácico Inferior se encuentran discordantes y corresponden a la Fm Utrillas, que está compuesta por arenas, areniscas y conglomerados. Los sedimentos del Cretácico Superior están bien representados y se componen de calizas, calizas margosas, y calizas dolomíticas fosilíferas, aunque en algunas áreas de extensión muy limitada, afloran facies continentales detríticas de color rojizo. Los materiales paleógenos descansan concordantes con el Cretácico Superior y están constituidos por calizas cristalinas que alternan con calcarenitas. Son patentes grandes depósitos de yesos que alternan con facies detríticas. En algunas áreas, el Cuaternario alcanza extensiones considerables.

Como ocurrió en el caso de la Cuenca Vasco-Cantábrica, el episodio orogénico alpino dejó una influencia muy marcada en el área de estudio, que se manifiesta tanto en los característicos relieves de los materiales del Cretácico Superior como en las depresiones y facies fundamentalmente detríticas de las cuencas subsidentes del Duero y del Tajo.

4.3. MARCO ESTRATIGRÁFICO

De forma general, en el comienzo del Cretácico Superior (intervalo Cenomaniense terminal-Santonense basal) la acumulación de sedimentos en la Plataforma Castellana fue homogénea y refleja una subsidencia moderada relacionada con la contracción litosférica que experimentó la región después de los repetidos episodios extensivos que tuvieron lugar durante el Cretácico Inferior. Concretamente, el intervalo Cenomaniense superior-Turonense estuvo caracterizado por la acumulación de carbonatos en los que alternan las margas y margocalizas fosilíferas (ammonites, equinodermos, bivalvos, foraminíferos) en el Sector Norte y margocalizas, calizas detríticas, dolomías y arenas en el Sector Sur (SEGURA *et al.*, 1993a; MARTÍN-CHIVELET *et al.*, 2002). A continuación, se describen brevemente las distintas unidades litoestratigráficas reconocidas en el área de estudio.

4.3.1. Unidades litoestratigráficas

Los materiales del Cenomaniense superior y Turonense inferior en el Sector Norte pertenecen a tres unidades litoestratigráficas denominadas: Formación Margas y Calizas Arcillosas de Arceniega AMIOT, 1982, Formación Margas de Puentevedy FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 y Formación Margas de Hornillatorre FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 (Fig. 4.4).

La Fm Arceniega corresponde a alternancias de calizas y margas o calizas margosas, bien representadas en el Valle de Mena, con una potencia máxima entre 400 y 500 m y una edad comprendida entre el Cenomaniense inferior-medio y el Cenomaniense superior (WIEDMANN, 1979; FLOQUET, 1991). El espesor de esta formación va disminuyendo progresivamente hacia el S hasta alcanzar los 50 m en la región de Pancorbo y Rocamindo (FLOQUET, 1991). Según este autor, los importantes espesores reconocidos en el N serían probablemente debidos a un basculamiento de la Subplaca Ibérica hacia el N que comenzaría a partir del Cenomaniense superior, más que a un juego tectónico de subsidencia local. Según FEUILLÉ (1967), FLOQUET (1991) y BARROSO-BARCENILLA (2006, 2007), las calizas son biomicritas y las margas están bastante bioturbadas y tienen un alto contenido en macro- y microfauna, habiéndose identificado los foraminíferos planctónicos *Rotalipora apenninica* RENZ y *Rotalipora cushmani* MORROW. AMIOT *et al.* (1982) y FLOQUET (*op. cit.*) las han atribuido a una sedimentación de mar abierto, submareal, de infra- a circalitoral, con un hidrodinamismo débil y con una columna de agua estimada entre 50 y 100 m.

Subpiso	Sector Norte	Sector Sur	
		Demanda-Cameros	Ayllón-Sigüenza
Turonense medio	Fm Margas de Hornillatorre	Fm Calizas Bioclásticas de Muñecas	Fm Dolomías de Ciudad Encantada
Turonense inferior	Fm Margas de Puente de	Fm Margas de Picofrentes	Fm Margas de Picofrentes
			Fm Dolomías Tableadas de Villa de Vés
Cenomaniense superior	Fm Margas y Calizas Arcillosas de Arceniega	Fm de Abejar	Fm Arenas de Utrillas

Figura 4.4. Unidades litoestratigráficas reconocidas en los distintos sectores considerados en este trabajo (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006; GIL *et al.*, 2004).

Figure 4.4. Lithostratigraphic units (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006; GIL *et al.*, 2004).

Aunque las “Margas de Puente de” desde principios del siglo XX habían sido reconocidas y estudiadas paleontológica y sedimentológicamente (SÁENZ GARCÍA, 1933, 1936; CRY, 1933, 1940; WIEDMANN, 1960, 1979; ALONSO & FLOQUET, 1982), no fueron definidas como formación hasta principios de los años ochenta por FLOQUET *et al.* (1982). Está constituida por calizas arcilloso-glaucóníticas en la base, y por margas y arcillas calcáreas con limos e intercalaciones de bancos estratificados de calizas arcilloso-arenosas en las partes media y superior, con una potencia de 40 m en el corte tipo y sin notables variaciones laterales. De acuerdo con FLOQUET (1991), tendría una edad comprendida entre el Cenomaniense superior y el Turonense inferior, y constituiría una secuencia regresiva característica y en la que tanto FLOQUET (*op. cit.*) como BARROSO-BARCENILLA (2006, 2007) encontraron un alto contenido de ammonites, gasterópodos, equínidos, inocerámidos y braquiópodos, así como de ostrácodos y foraminíferos. FLOQUET (1991) y FLOQUET *et al.* (1982) interpretan que se originó en un medio de sedimentación abierto y circalitoral.

La Fm Hornillatorre corresponde a una sucesión de calizas arcilloso-limosas nodulosas y calizas arcillosas nodulosas bioturbadas con escaso contenido fosilífero y una potencia comprendida entre 100 y 200 m. Estos materiales se encuentran prácticamente en continuidad con la Fm Puente de y se han atribuido al Turonense medio-superior. Su ambiente de sedimentación se ha interpretado como correspondiente a una plataforma distal que pasa gradualmente de circalitoral a infralitoral.

De acuerdo con las unidades litoestratigráficas reconocidas en el Sector Sur se pueden separar dos áreas: Demanda-Cameros y Sigüenza-Ayllón.

En la primera, se han definido numerosas unidades litoestratigráficas (FLOQUET, 1991; GIL *et al.*, 2004) y, concretamente, para los materiales del Cenomaniense superior-Turonense medio la Formación de Abejar FLOQUET, 1991, la Formación Margas de Picofrentes FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 y la Formación Calizas Bioclásticas de Muñecas FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982.

El área de Sigüenza-Ayllón se caracteriza por la presencia de sucesiones con influencia terrígena más marcada en la base, que incorporan conjuntos dolomíticos tableados o masivos en su parte superior (SEGURA *et al.*, 1999; GIL *et al.*, 2004). Las unidades litoestratigráficas que incluyen materiales del Cenomaniense superior y Turonense medio incluyen la Formación Arenas de Utrillas AGUILAR, RAMÍREZ DEL POZO & RIBA, 1971, la Formación Dolomías tableadas de la Villa de Vés GIL & GARCÍA, 1996 y la Formación Dolomías de la Ciudad Encantada MELÉNDEZ, 1971.

La Fm Utrillas está compuesta principalmente por areniscas y conglomerados con estratificación cruzada de gran escala y escaso contenido en fósiles. GARCÍA *et al.*, (1989), diferenciaron en la parte noroccidental de la Cordillera Ibérica los miembros Arenas de Utrillas y Areniscas de Atienza. Tradicionalmente, estos materiales se habían atribuido a depósitos de sistemas fluviales entrelazados o de llanura costera aluvial o mareal (RUIZ CEBRIÁN, 1996) pero, recientemente, RODRÍGUEZ-LOPÉZ *et al.* (2009) propusieron que la Fm Utrillas corresponde a una sucesión sedimentaria compleja que representa un sistema desértico arenoso de tipo *erg*.

La Fm Abejar constituye la prolongación de la Fm Arceniega hacia el S, y en el área de estudio ha sido identificada en las sierras de Cameros y de la Demanda. En su corte tipo tiene unos 9 m de espesor y descansa discordante sobre la Formación Arenas, Arcillas y Calizas de Santa María de las Hoyas FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982. Está constituida por margocalizas y calizas bioturbadas muy ricas en micro- y macrofósiles. Según FLOQUET (1991), las bio- y litofacies indican un ambiente marino abierto con salinidad normal, hidrodinamismo débil, submareal, y características bastante similares a las de la Fm Arceniega. Sin embargo, según este autor, la presencia de abundantes restos de algas verdes apoyaría la hipótesis de una posición infralitoral.

La Fm Picofrentes incluye una sucesión de margas grises, arcillas calcáreas y calizas arcillosas nodulosas, bioturbadas y con frecuentes fósiles de ammonites, gasterópodos, equínidos y bivalvos. La sección tipo está en la localidad de Fuentetoba, tiene entre 50 y 70 m de potencia en el área de la Sierra de La Demanda y desaparece progresivamente por un cambio lateral de facies hacia el NO y el SE. Para SEGURA *et al.* (1996), la Formación Calizas de Casas Medina VILAS, MAS, GARCÍA, ARIAS, ALONSO, MELÉNDEZ & RINCÓN, 1982 y la Formación Calizas Nodulosas de Monterde FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 son variaciones laterales más carbonáticas de carácter local o regional, por lo que podrían considerarse como sinónimas o como miembros dentro de la Fm Picofrentes. Por ello, siguiendo la recomendación del Código Internacional de Nomenclatura Estratigráfica se ha propuesto recientemente el cambio de denominación formal de "Margas" a "Margas y Calizas" de Picofrentes (SEGURA *et al.*, 1999; GIL *et al.*, 2004). Según FLOQUET (1991) y FLOQUET *et al.* (*op. cit.*), corresponden a un medio de sedimentación de plataforma interna abierta, infralitoral con un régimen hidrodinámico débil.

La Fm Villa de Vés fue descrita, originalmente, como un miembro dentro de la Fm Picofrentes, y propuesta formalmente como formación por GIL & GARCÍA (1996). GIL *et al.* (2004) sitúan sus máximos espesores en la Serranía de Cuenca y señalan una reducción de los mismos hacia el N y NO. En nuestra zona de estudio, con una posición más meridional, está representada por un tramo de calizas dolomitizadas, de forma irregular, y escasos fósiles, que se encuentra sobre la Fm Utrillas y experimenta importantes cambios laterales de espesor y facies. SEGURA *et al.* (1999) le asignan un ambiente de sedimentación correspondiente a una plataforma somera, restringida, de baja energía que localmente presenta medios submareales.

La Fm Muñecas incluye calizas en lajas, con laminaciones y *ripples*, sobre las que descansa una potente serie de calizas bioclásticas y glauconíticas. FLOQUET (1991) y FLOQUET *et al.* (*op. cit.*) atribuyen estos materiales a un medio de bahía protegida y somera en su parte media, y de llanura mareal en sus partes inferior y superior.

La Fm Ciudad Encantada consiste en dolomías débilmente estratificadas, calcarenitas con estratificación cruzada y calizas lajosas o nodulosas, en ocasiones con glauconita. En la Cordillera Ibérica occidental, FLOQUET *et al.* (1982) distinguieron la Formación Calizas bioclásticas de Jaraba FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 caracterizada por la presencia de abundantes bioconstructores como corales y rudistas, que indican un medio arrecifal. Estos autores atribuyen su dolomitización, que se manifiesta sobre todo en su parte superior, a un origen en medios de inter- a supramareales, frecuentemente emergidos, lo que favoreció la concentración de magnesio. Asimismo, señalaron una equivalencia parcial con la Fm Picofrentes, indicando que

las acumulaciones bioclásticas y las bioconstrucciones de corales y rudistas características de su parte inferior aparecen más tarde hacia el N. Además, el carácter progradante de las dolomías sobre las margas durante el Turoniense ha sido reconocido por numerosos autores (GARCÍA *et al.*, 1985; SEGURA *et al.*, 1993a) y ha servido de base para establecer las relaciones entre ambas unidades. Posteriormente, SEGURA *et al.* (1996) consideraron a la Fm Jaraba sinónima de la Fm Ciudad Encantada.

4.3.2. Estratigrafía secuencial y ambientes de sedimentación

El Cenomaniense superior–Turoniense medio representa el intervalo temporal donde se ha reconocido el nivel más alto del mar en el Fanerozoico reciente (VOIGT *et al.*, 2006). A escala global, se asocia con dos ciclos de tercer orden denominados UZA-2.4 y UZA-2.5, que forman parte del ciclo de segundo orden UZA-2 (HAQ *et al.*, 1987, 1988) que comprende desde el Albiense superior hasta el Turoniense superior.

Sin embargo, la existencia de este único ciclo de segundo orden (UZA-2) ha sido cuestionada en trabajos posteriores (HARDENBOL & ROBASZYNSKI, 1998). En el N de la Península Ibérica, ALONSO *et al.* (1993) y FLOQUET (1991, 1998, 2004) distinguieron dos ciclos de segundo orden que llamaron megasecuencias (*megasequence*) 1 y 2 para el mismo intervalo temporal, y

96		95		94		93		92		91		Cronoestratigrafia (M.a.)	
Cenom. medio		Cenom. superior		Turoniense inferior		Turoniense medio		Subpiso		Referencias			
								Orden					
UZA-2								2º		HAQ <i>et al.</i> , 1988			
UZA-2.3		UZA-2.4		UZA-2.5		UZA-2.6		3º					
Megasec. 1		Megasecuencia 2								2º		ALONSO <i>et al.</i> , 1993	
DS-4		DS-5		DS-6				3º					
S-2		S-3		S-4			S-5		3º		SEGURA <i>et al.</i> , 1993		
LTC1		LTC2								2º		FLOQUET, 1998	
DC-4		DC-5		DC-6a		DC-6b		DC-6c		3º			
UC-3/4		UC-4/5		UC-5/6		UC-6/7		UC-7/8		3º		GRÄFE & WIEDMANN, 1998	

Figura 4.5. Secuencias deposicionales identificadas en la Plataforma Castellana (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006).

Figure 4.5. Depositional sequences in the Castilian Platform (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006).

dos ciclos transgresivos-regresivos mayores 1 y 2 (C-T/R, FLOQUET, 2004; *Long-term cycle* LTC, FLOQUET, 1998), respectivamente.

Asimismo, los ciclos de tercer orden UZA-2.4, UZA-2.5 y UZA-2.6 (HAQ *et al.*, 1987, 1988), tienen una expresión diferente en la Península Ibérica según las áreas consideradas. Estas diferencias y eventuales diacronismos dependen, entre otros factores, de las variaciones temporales y espaciales, y de la subsidencia (FLOQUET, 1991, 1998). Por ello, los límites entre

secuencias así como su magnitud están sujetos a cambios (Fig. 4.5).

- Principios del Cenomaniense superior.

HAQ *et al.* (1987, 1988) describieron el ciclo de UZA-2.4 con el límite inferior situado en la parte terminal del Cenomaniense medio (Zona de *Acanthoceras jukesbrownei*) y el superior en el Cenomaniense superior (Zona de *Metoicoceras geslinianum*). En la Península Ibérica, se describieron ciclos de misma extensión tanto en la Plataforma Norcastellana (DC-5 en Fig. 4.5) como en la Cordillera Ibérica (S3 en Fig. 4.5) (SEGURA *et al.*, 1993b, 1999; FLOQUET, 1998).

Este ciclo comenzó con una rápida invasión marina de procedencia atlántica hacia el SSE y tiene como expresión las formaciones Abejar y Arceniega que descansan, en discordancia, sobre las formaciones Arenas y calizas de Dosantes FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982, Arenas, arcillas y calizas de Santa María de las Hoyas FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982 y Calizas dolomíticas de Nuévalos FLOQUET, ALONSO & MELÉNDEZ, 1982. Según estos autores, esta transgresión marina fue más importante que la que se desarrolló durante los ciclos anteriores. No obstante, se atenuó hacia el Umbral del Ebro (ue) porque actuó como barrera, separando la Plataforma Norcastellana de la Plataforma Castellana Central (Fig. 4.3B). La parte occidental de la plataforma tuvo importantes aportes terrígenos procedentes de los macizos hespérico y asturiano, mientras que su parte oriental estuvo caracterizada por medios poco profundos de inter- a supramareales, relativamente próximos a la costa donde la falta de materiales terrígenos sugiere la ausencia de un relieve marcado.

A pesar de las diferencias locales, la transgresión asociada a este ciclo creó un nuevo dispositivo paleogeográfico más amplio donde prevalecieron condiciones infralitorales abiertas, sobrepasando hacia el SSE la rampa tethysica y llegando hasta el Maestrazgo. Como consecuencia, los límites paleogeográficos de la plataforma se ampliaron durante el Cenomaniense medio-superior y, aunque su delimitación hacia el O está relativamente bien definida (ALONSO & MAS, 1982), FLOQUET (*op. cit.*) indicó que sus límites precisos con el Macizo del Ebro eran inciertos. De acuerdo con este último autor, la invasión marina estuvo relacionada con subidas eustáticas combinadas con etapas de subsidencia relacionadas con el movimiento distensivo del margen cantábrico así como del basculamiento de la Placa Ibérica hacia el N.

- Parte terminal del Cenomaniense superior – Turoniense inferior

HAQ *et al.* (1987, 1988) describieron el ciclo de tercer orden UZA-2.5, a nivel global, para caracterizar este intervalo. Posteriormente, SEGURA *et al.* (1993b, 1999) y FLOQUET (1998) identificaron las secuencias S4 y DC-6a, con amplitudes temporales similares, en la Cordillera Ibérica y la Plataforma Norcastellana respectivamente (Fig. 4.5). Este ciclo transgresivo-regresivo encuentra su expresión litoestratigráfica en las formaciones Puente de y Picofrentes que descansan sobre las formaciones Abejar y Arceniega. Según FLOQUET (1991, 1998), la profundización inicial es mayor que la del ciclo anterior y se traduce por la instalación de condiciones marinas más abiertas, de infra- a circalitorales, reflejadas por una micro y macrofauna más diversa. La aparición de biofacies ricas en formas planctónicas y neotónicas se registra principalmente en las plataformas Norcastellana y Castellana Central. FLOQUET (1998) indicó que el ciclo DC-6a está asociado al momento de máxima profundización del Cretácico Superior, pero que la transgresión que caracteriza el ciclo anterior DC-5 es geográficamente más extensa.

Los ambientes de sedimentación asociados a este ciclo son muy similares a los descritos en el anterior. Las condiciones marinas prevalecen en la plataforma durante el Cenomaniense superior-Turoniense inferior y están acompañadas en el O por un importante aporte terrígeno

procedente de La Meseta y del Macizo Asturiano.

- Turoniense medio

HAQ *et al.* (1987, 1988) describieron el ciclo de tercer orden UZA-2.6 para el Turoniense medio. En la Cordillera Ibérica, SEGURA *et al.* (1993b, 1999) identificaron la secuencia S-5, de igual extensión temporal. Por el contrario, GRÄFE & WIEDMANN (1998) y FLOQUET (1998) describieron ciclos con límites diferentes en la Cuenca Vasco-Cantábrica y en la Plataforma Norcastellana, respectivamente (Fig. 4.5). Ambos tienen su límite superior dentro del Turoniense medio (Zona *Romaniceras ornatissimum*).

En el área de estudio, los ambientes de sedimentación corresponden a medios someros, de inter- a supramareales, y con frecuentes bioconstrucciones locales (FLOQUET, 1991). En síntesis, durante el Turoniense, se produjo una progradación de las facies dolomíticas y bioconstruidas, desde el SE y en dirección NO, sobre las margas y margocalizas de las formaciones Picofrentes y Puente de y (FLOQUET, *op. cit.*).

4.3.3. Evento oceánico anóxico II (OAE2)

Durante este evento se desarrolló uno de los episodios de sedimentación de materia orgánica más relevante del Mesozoico (SCHLANGER *et al.*, 1987; ERBACHER *et al.*, 2005). En Europa, se han descrito materiales con un alto contenido en carbono orgánico (valores de TOC superiores a 2%) en Italia (ARTHUR & PREMOLI-SILVA, 1982), Francia (CRUMIÈRE *et al.*, 1990), Inglaterra (JEANS *et al.*, 1991) y Alemania (HETZEL *et al.*, 2011). Esta acumulación de carbono orgánico en sedimentos oceánicos se ha relacionado con dos mecanismos diferentes: los denominados modelos de preservación (*preservation model*) y de alta productividad (*productivity model*).

- El modelo de preservación se basa en la reducción de la remineralización de la materia orgánica inducida por el oxígeno (SCHLANGER & JENKYN, 1976). Supone la existencia de condiciones anóxicas o disóxicas en ambientes marinos del Cenomaniense superior-Turoniense inferior. Dicho modelo está respaldado por la frecuente aparición de materiales ricos en materia orgánica con un registro fósil ausente o muy empobrecido. Las condiciones anóxicas se extendieron verticalmente dentro de la columna de agua y afectaron a organismos marinos tanto bentónicos como planctónicos (JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; PAUL *et al.*, 1999; PREMOLI-SILVA *et al.*, 1999; LECKIE *et al.*, 2002; O'DOHERTY & GUÉX, 2002; PEARCE *et al.*, 2003; ERBA, 2004; BARROSO-BARCENILLA *et al.*, 2011). La anoxia de los fondos oceánicos de las cuencas europeas y africanas ha sido también demostrada por la presencia de altas concentraciones en metales sensibles a las condiciones redox, como son el uranio y el molibdeno (FORSTER *et al.*, 2008; HETZEL *et al.*, 2011). De acuerdo con los estudios geoquímicos realizados por SINNINGHE-DAMSTÉ & KÖSTER, (1998) y FORSTER *et al.* (2008), la anoxia también afectó a la zona fótica de la columna de agua.

- El modelo de alta productividad propone que la acumulación de carbono orgánico en el fondo oceánico se debe al incremento de la producción primaria del fitoplancton situado en aguas superficiales (SCHLANGER & JENKYN, 1976; PEDERSEN & CALVERT, 1990). En los medios marinos actuales, la productividad del fitoplancton está controlada principalmente por la entrada de nutrientes que limitan su desarrollo en aguas superficiales (desembocadura de ríos y zonas deltáicas, zonas neríticas, costeras y de *upwelling*). Se han descrito en varios ejemplos en las cuencas de Angola (FORSTER *et al.*, 2008), Tarfaya (KOLONIC *et al.*, 2005) y en el Protoatlántico Norte (KUYPERS *et al.*, 2002) donde los materiales del Cenomaniense-Turoniense son ricos en materia orgánica y están asociados a una productividad fitoplanctónica muy

elevada. En estas regiones, la anoxia representa un condicionante que siempre es necesario para la conservación de sedimentos con un alto contenido en carbono. Recientemente, FORSTER *et al.* (2008) describieron sucesiones rítmicas de sedimentos ricos en materia orgánica que alternaban con materiales en los que había tenido lugar una oxidación post-deposicional. Su estudio indica que las condiciones redox de los fondos oceánicos no fueron estables durante el OAE2, sino que por el contrario se mostraban muy variables.

Trabajos recientes sugieren que las condiciones anóxicas no fueron iguales en todas las cuencas, ya que por ejemplo GALE *et al.* (2000), MONNET & BUCHER (2007), MONNET (2009) y PEARCE *et al.* (2009) describieron materiales de las cuencas Anglo-parisina, del Interior del O de Norteamérica y Vocontiana que se caracterizaban por un registro fósil rico y un bajo contenido en carbono orgánico.

La presencia en la Península Ibérica de materiales ricos en carbono orgánico parece estar restringida a ambientes marinos profundos. El contenido en carbono orgánico de sedimentos del Cenomaniense–Turonense procedentes del centro y del S de España fue descrito inicialmente por KUHNT *et al.* (1986), THUROW & KUHNT (1986), KUHNT *et al.* (1990). Análisis similares se llevaron a cabo en materiales de la misma edad procedentes de sondeos realizados en el margen continental del O de Galicia dentro del marco de los programas de investigación “Deep Sea Drilling Project” y “Ocean Drilling Project” (HERBIN *et al.*, 1986a, 1986b; KUHNT *et al.*, 1990). En el S de España, la existencia de sedimentos bituminosos está restringida a las secciones de Alpendeire y de Manilva (Provincia de Málaga), del dominio subbético, donde se han descrito valores de TOC alcanzar hasta un 33% (KUHNT *et al.*, 1990; REICHERTER *et al.*, 1994; MORT *et al.*, 2007a, 2007b). Los sedimentos procedentes de los sondeos del O de la Península Ibérica presentan valores de TOC más reducidos que no superan el 13%.

Según KUHNT *et al.* (1990), los valores de TOC encontrados en la sucesión del centro de España [sección de Picofrente, Biozona *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus*] están comprendidos entre el 0,1% y el 0,9%, e indican un ambiente oxigenado.

En el NE de España, DRZEWIECKI & SIMO (1997) estudiaron sedimentos del límite C/T en varias secciones de la Cuenca de Tremp, obteniendo valores de TOC muy bajos, con excepción de los obtenidos en la Sopeira (superiores a 0,78%), que fue interpretado como correspondiente a un medio de talud profundo.

En general, los datos aportados por estos autores no indican la presencia de sedimentos con alto contenido en materia orgánica en las plataformas someras ibéricas durante el Cenomaniense–Turonense.

4.4. DESCRIPCIÓN DE LAS SECCIONES ESTUDIADAS

Aunque los materiales del intervalo Cenomaniense–Turonense afloran en muchas áreas de la Plataforma Castellana, en esta Tesis Doctoral se seleccionaron como representativos de los sectores estudiados los cuatro cortes que se describen a continuación. En dicha selección, se tuvo en cuenta un exhaustivo estudio bibliográfico regional, así como los resultados publicados en los últimos años por el equipo de investigación en el que estoy integrado. Además, era muy importante conocer y analizar las características litológicas de los materiales correspondientes a este intervalo temporal, con el fin de contar con facies, *a priori*, adecuadas para la conservación de los palinomorfos.

Se eliminaron los cortes de la parte occidental de la plataforma por su alto contenido en materiales detríticos y, también, los afloramientos del Cenomaniense–Turonense situados en el Surco Navarro-Cántabro (*sensu* FLOQUET, 2004), por incorporar materiales con evidencias de reelaboración y/o turbidíticos. Entre las numerosas secciones conocidas en la zona meridional de la plataforma (FLOQUET, 1991; SEGURA *et al.*, 1999), se seleccionaron las que presentaban

menos discontinuidades estratigráficas aparentes y que además ofrecían una buena resolución bioestratigráfica basada en sucesiones de ammonoideos (BARROSO-BARCENILLA *et al.*, 2009). Además, las facies cambian mucho lateralmente hacia el SE e incorporan calizas bioclásticas cada vez más afectadas por la dolomitización, que atenúan o borran totalmente la información sedimentológica y paleontológica.

4.4.1. Sección de Puente de (PU)

Se conoce desde la primera mitad del siglo veinte, siendo SÁENZ-GARCÍA (1933) y CIRY (1933, 1940) los primeros autores que realizaron trabajos estratigráficos en ella. WIEDMANN (1960, 1964, 1979), FLOQUET (1991) y ALONSO & FLOQUET (1982), entre otros, analizaron y describieron las características litológicas y sedimentológicas de la sección. La buena exposición y el notable desarrollo de los materiales del Turoniense inferior, llevó a FLOQUET *et al.* (1982) a proponer esta sección como estratotipo de la Fm Puente de, que está limitada en su parte inferior por la Fm Arceniega y en la superior por la Fm Hornillatorre. Recientemente, BARROSO-BARCENILLA (2004, 2006, 2007) y BARROSO-BARCENILLA *et al.* (2009) han llevado a cabo estudios paleontológicos de detalle sobre la sucesión de las asociaciones de ammonoideos, que les han permitido diferenciar ocho biozonas y nueve subbiozonas (Fig. 4.6).

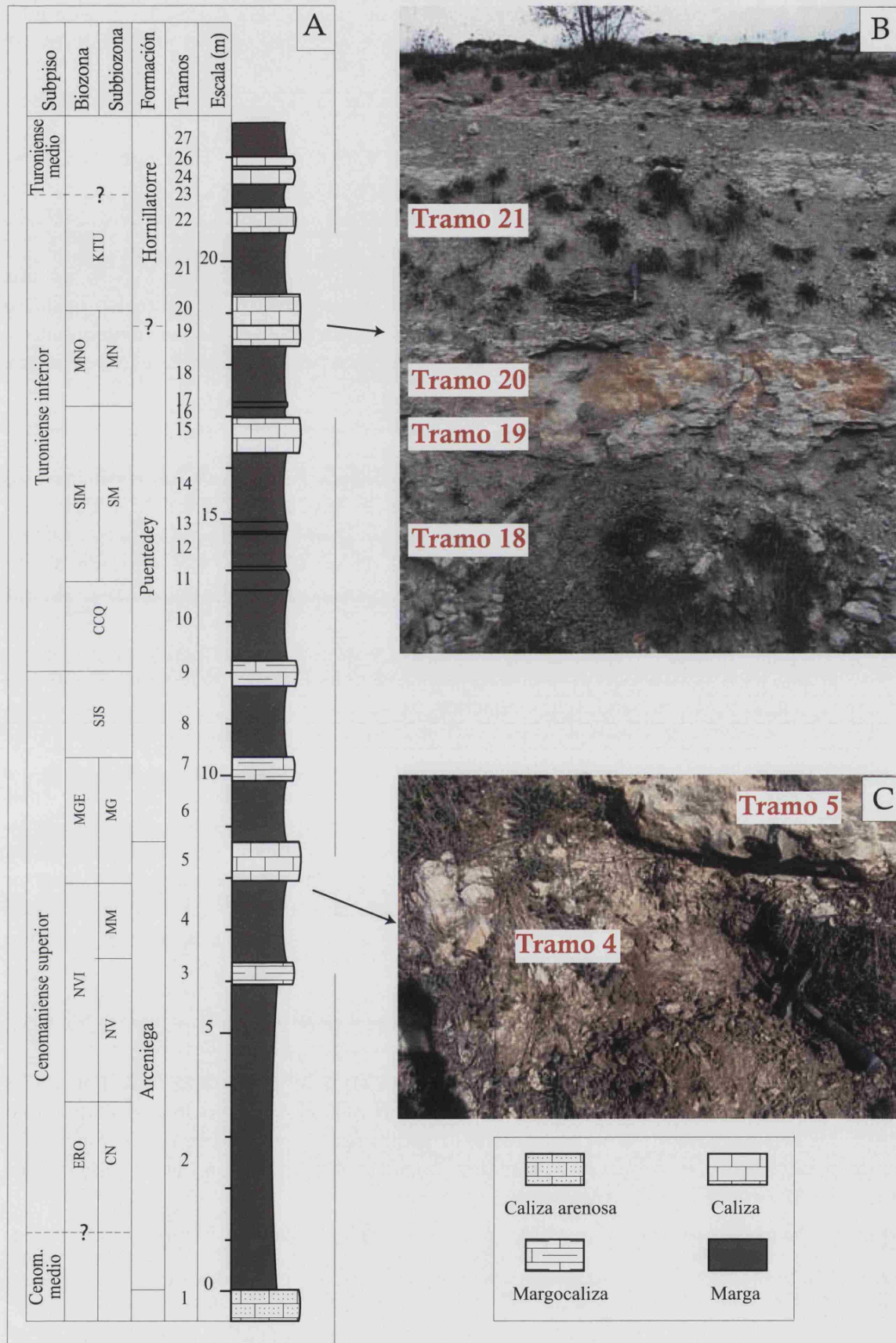
Los materiales alcanzan un espesor de poco más de 24 m y están bien expuestos a lo largo de la trinchera de la antigua línea del ferrocarril Valencia-Santander. El muro de la sección está bastante cubierto por vegetación y corresponde a materiales terrígenos pertenecientes a la Fm Dosante.

El tramo 1 está constituido por calizas arenosas parcialmente cubiertas por vegetación sobre los que se disponen 6 m (tramo 2) de lutitas margosas con terrígenos, que van disminuyendo gradualmente hacia su parte superior. El contenido en macrofósiles (ammonoideos, equinodermos e inocerámidos) es escaso pero aumenta hacia la parte superior del tramo. Los tramos 3–9 son 6,35 m de margas, en ocasiones tableadas, donde destacan varios niveles calizos o margocalizas que a veces son bioclásticos y están ligeramente bioturbados. En los niveles más calcáreos son frecuentes los fósiles de bivalvos (*Exogyra*, ostreidos, inocerámidos), de grandes gasterópodos y de equinodermos. El registro de ammonoideos, aunque no es abundante, es continuo y ha permitido atribuir estos tramos al Cenomaniense superior y diferenciar cuatro biozonas (ERO, NVI, MGE, SJS) y cuatro subbiozonas (CN, NV, MM, MG)

Por encima del tramo 9 se encuentran cinco niveles de margas grises (tramos 10–15) con un espesor de 4,80 m que contienen escasos y poco diversos restos de invertebrados que corresponden, fundamentalmente, a inocerámidos, gasterópodos y ammonoideos. Terminan

Figura 4.6. Sección de Puente de. A: Litoestratigrafía y bioestratigrafía (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Aspecto de los materiales de los niveles de transición entre las formaciones Puente de y Hornillatorre; C: Aspecto de los materiales de la parte superior de la Fm Arceniega. Biozonas de ammonites: ERO - *Eucalycoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconciatus*; CCQ - *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammmites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turoniense*. Subbiozonas de ammonites: CN - *Calycoceras (Calycoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammmites nodosoides*.

Figure 4.6. Puente de section. A: Lithostratigraphy and biostratigraphy (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Appearance of the material corresponding to the transitions between the formations Puente de and Hornillatorre; C: Appearance of the material corresponding to the upper part of the Fm Arceniega. Ammonite Zones: ERO - *Eucalycoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconciatus*; CCQ - *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammmites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turoniense*. Ammonite Subzones: CN - *Calycoceras (Calycoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammmites nodosoides*.



con una potente capa de caliza que ha proporcionado grandes ejemplares de inocerámidos y frecuentes y variados ammonoideos. A continuación, se disponen 2,40 m (tramos 16–20) margosos en la base con frecuentes *Exogyra*, inocerámidos y equinodermos, seguidos de un fuerte resalte de 1,00 m (tramos 19 y 20) de calizas bioclásticas en la parte inferior y nodulosas en la superior, con abundantes ammonoideos, donde BARROSO-BARCENILLA (2006) situó el límite inferior del Turoniense medio (Biozona KTU) y el límite entre las formaciones Puente de y Hornillatorre (Fig. 4.6). Las margas han proporcionado frecuentes ammonites que han permitido caracterizar las tres biozonas (CCQ, SIM, MNO) y dos subbiozonas (SM, MN) del Turoniense inferior.

Los siguientes tramos litológicos (tramos 21–27) corresponden a 4,25 m de una alternancia irregular de niveles calizos, margocalizos y margosos con un contenido fosilífero pobre que solamente incluye bivalvos de afinidad sistemática incierta y escasos ammonoideos. La sección termina en un potente tramo de lutitas margosas (tramo 29) parcialmente cubiertas.

4.4.2. Sección de Fuentetoba (FT)

Ha sido estudiada desde los puntos de vista litológico y paleontológico por numerosos autores entre lo que destacan FALLOT (1931), SAÉNZ-GARCÍA (1936, 1954, 1955), WIEDMANN (1960, 1964, 1975, 1979), BREMAN (1976), FLOQUET (1978, 1991) y BARROSO-BARCENILLA (2006).

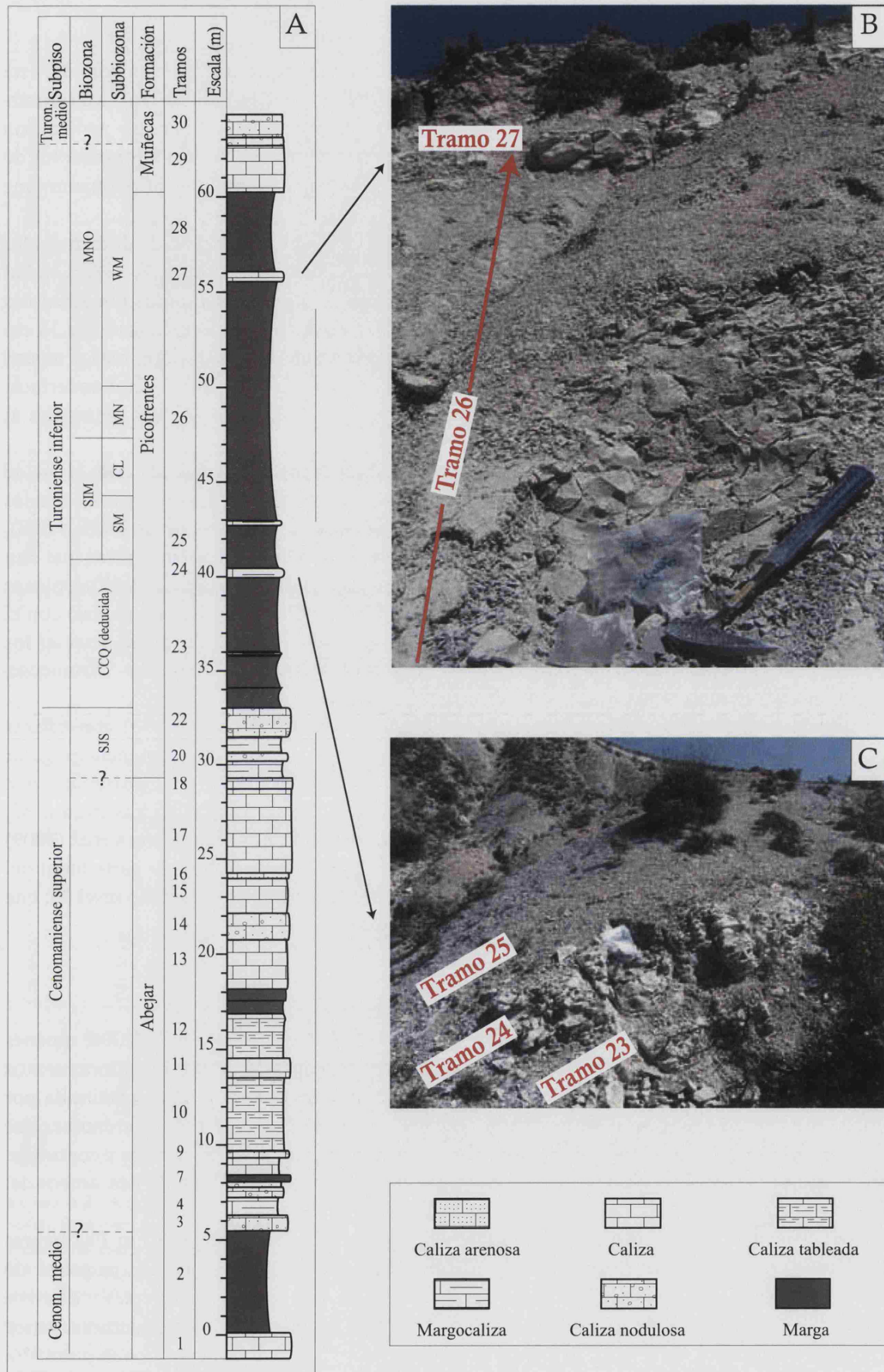
De acuerdo con BARROSO-BARCENILLA (2006), la sección (Fig. 4.7) se puede dividir en dos conjuntos litológicos bien diferenciados que corresponden a las formaciones Abejar (tramos 1–18) y Picofrentes (tramos 19–29). La primera está representada por unos 30 m de biocalcarenitas, calizas arcillosas masivas y calizas nodulares (Fig. 4.7) con abundantes *Exogyra*, gasterópodos y muy escasos ammonoideos que se han atribuido al Cenomaniense superior. Las muestras palinológicas realizadas en sedimentos de la parte superior de esta formación han resultado estériles, ya que corresponden a facies muy poco apropiadas para la conservación de los dinoflagelados.

La mitad superior de la sección está formada por 31,50 m principalmente de margas grisáceas con finos y escasos niveles de margocalizas o calizas margosas, muy fosilíferas, que constituyen el estratotipo de la Fm Picofrentes. En la parte inferior de dicha formación afloran 3,80 m de calizas nodulosas (tramos 19–22) (Fig. 4.7) que alternan con margocalizas y que contienen numerosos y diversos fósiles de invertebrados, entre los que cabe destacar una importante variedad de bivalvos, equinodermos, gasterópodos y ammonites, que han permitido atribuirlos al Cenomaniense superior (Biozona SJS). Por encima, se disponen 27,70 m (niveles 23–28) de margas con pequeños resaltes de niveles más calcáreos donde los fósiles más frecuente son equinodermos y ammonoideos que han permitido caracterizar tres biozonas (CCQ, SIM, MNO) y cuatro subbiozonas (SM, CL, MN, WM) del Turoniense inferior.

A techo se encuentran los materiales de la Fm Muñecas que está formada por calizas masivas con un espesor de 2,8 m (tramo 29) en su parte inferior, seguidas de un potente tramo de calizas nodulares (tramo 30). Los frecuentes especímenes de ammonoideos registrados en la parte superior de la sección que han permitido caracterizar la parte alta del Turoniense inferior y la base del Turoniense medio.

Figura 4.7. Sección de Fuentetoba. A: Litoestratigrafía y bioestratigrafía (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Aspecto de los materiales de las formaciones Picofrentes y Muñecas; C: Aspecto de las margas y margocalizas de la Fm Picofrentes. Subbiozonas de ammonites: CL - *Choffaticeras (Leoniceras) luciae*, WM - *Wrightoceras munieri*. Las otras abreviaturas de las biozonas y subbiozonas de ammonites son las mismas que las de la Fig. 4.6.

Figure 4.7. Fuentetoba section. A: Lithostratigraphy and biostratigraphy (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Appearance of the sediments corresponding to formations Picofrentes and Muñecas; C: Appearance of the marls and marly limestones of the Fm Picofrentes. Ammonite Zones and Subzones same as Fig. 4.6 and CL - *Choffaticeras (Leoniceras) luciae*, WM - *Wrightoceras munieri*.



4.4.3. Sección de Condemios (CO)

Ha sido estudiada en los últimos treinta años, especialmente desde los puntos de vista paleontológico y bioestratigráfico. Cabe destacar los trabajos de BREMAN (1976), MELÉNDEZ-HEVIA (1984) y BARROSO-BARCENILLA (2006). En estas últimas publicaciones se realiza una propuesta de biozonación a partir de una sección compuesta formada por los afloramientos de Galve de Sorbe y Cantalojas, situados a unos 6 y 11 km, respectivamente, del afloramiento que se encuentra cercano a la localidad de Condemios.

Los materiales tienen un espesor de más de 60 m en los que se han podido diferenciar las formaciones Utrillas (tramos 1–6), Villa de Vés (tramo 7), Picofrentes (tramos 8–33) y Ciudad Encantada (tramos 34–35) (Fig. 4.8). Los 10,30 m inferiores están constituidos por areniscas ferruginosas con laminación cruzada, calizas detríticas, calizas con una intercalación de 30 cm de margas en su parte media y calizas margosas, sucesivamente, en los que son más o menos frecuentes los dientes de seláceos y los fósiles de bivalvos (rudistas, entre otros), equinodermos, gasterópodos así como escasos ammonioideos, que han permitido atribuir estos materiales al Cenomaniense superior (Biozona ERO).

Por encima, se encuentra una potente unidad margosa que comienza con 11 m de margas (tramo 8), a la que sigue una alternancia irregular de margas dominantes y finos niveles de calizas (tramos 9–17), que corresponden al Cenomaniense superior (biozonas MGE y SJS), y continúa con un ritmo formado por 30 cm de margas (tramo 18) y 30 cm de calizas que dan un resalte (tramo 19) que contiene ammonioideos característicos de la parte basal del Turoniense inferior (Biozona CCQ). En estos tramos se hizo un muestreo litológico muy minucioso con el objetivo de realizar un estudio geoquímico y palinológico preciso, que permitiera detectar los posibles cambios paleoambientes que se produjeron en el límite Cenomaniense–Turoniense, atribuidos por muchos autores al Evento Anóxico Oceánico 2.

A continuación, destaca una sucesión 26,05 m espesor (tramos 20–33) con calizas dominantes en la parte inferior que dan un resalte; por encima, se sitúa una alternancia irregular de margas dominantes con niveles de calizas margosas decimétricas algo más resistentes, que finaliza con dos gruesos niveles de calizas (tramo 32, espesor 3,30 m) y margas (tramo 33, espesor 3,35 m), con los que termina la Fm Picofrentes. Según BARROSO-BARCENILLA *et al.* (2009) dicha sucesión pertenece al Turoniense inferior (biozonas SIM y MNO) y a la parte basal del Turoniense medio (Biozona KTU), situando el límite, con dudas, dentro del tramo nivel 33, que no ha proporcionado ejemplares de ammonioideos característicos.

4.4.4. Sección de Tamajón (TA)

Ha sido estudiada por MELÉNDEZ-HEVIA (1984) y BARROSO-BARCENILLA (2006) quienes describieron con detalle las características litológicas y paleontológicas de los afloramientos que se encuentran próximos a la localidad que le da nombre. (Fig. 4.9). Está constituida por unos 25 m de alternancia de lutitas margosas, margas, margocalizas y calizas arenosas, que comienzan con 3,5 m (tramos 1–4) predominantemente detríticos de la Fm Utrillas y continúan en un conjunto calco-margoso de 0,85 m (tramos 5–9) atribuido a la Fm Villa de Vés, ambos del Cenomaniense superior.

Por encima comienza la sedimentación margosa correspondiente a la Fm Picofrentes con un espesor de 18,05 m (tramos 10–20), en la que dominan los grandes paquetes de margas. Contienen escasos fósiles de equinodermos y bivalvos, pero son frecuentes y diversos los ammonioideos que han permitido diferenciar cuatro biozonas del Cenomaniense superior (ERO, NVI, MGE y SJS) y tres (CCQ, SIM y MNO) del Turoniense inferior. En la parte alta de la sección (tramos 21, 1,20 m), se encuentran calizas bien estratificadas de la Fm Ciudad

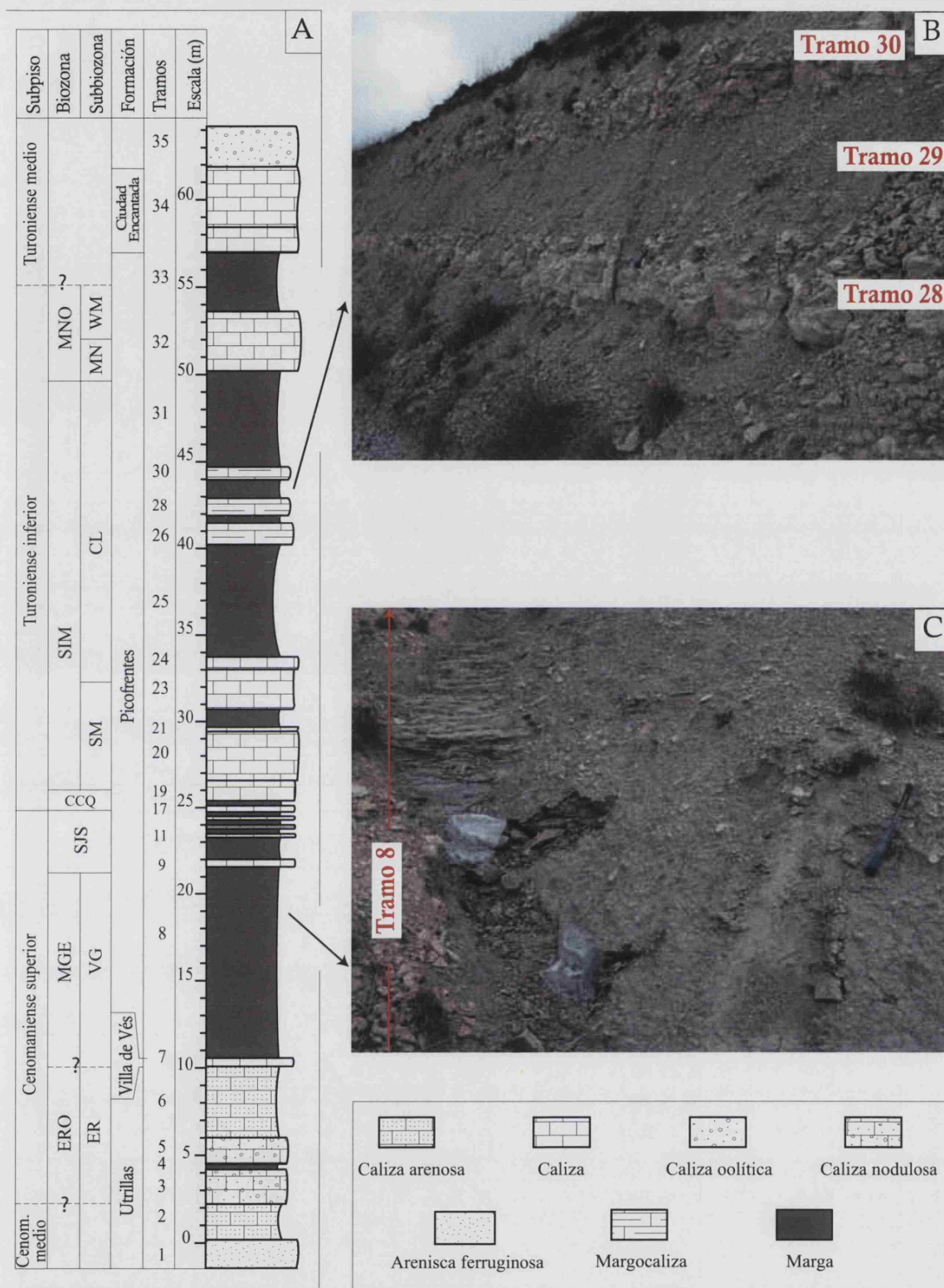
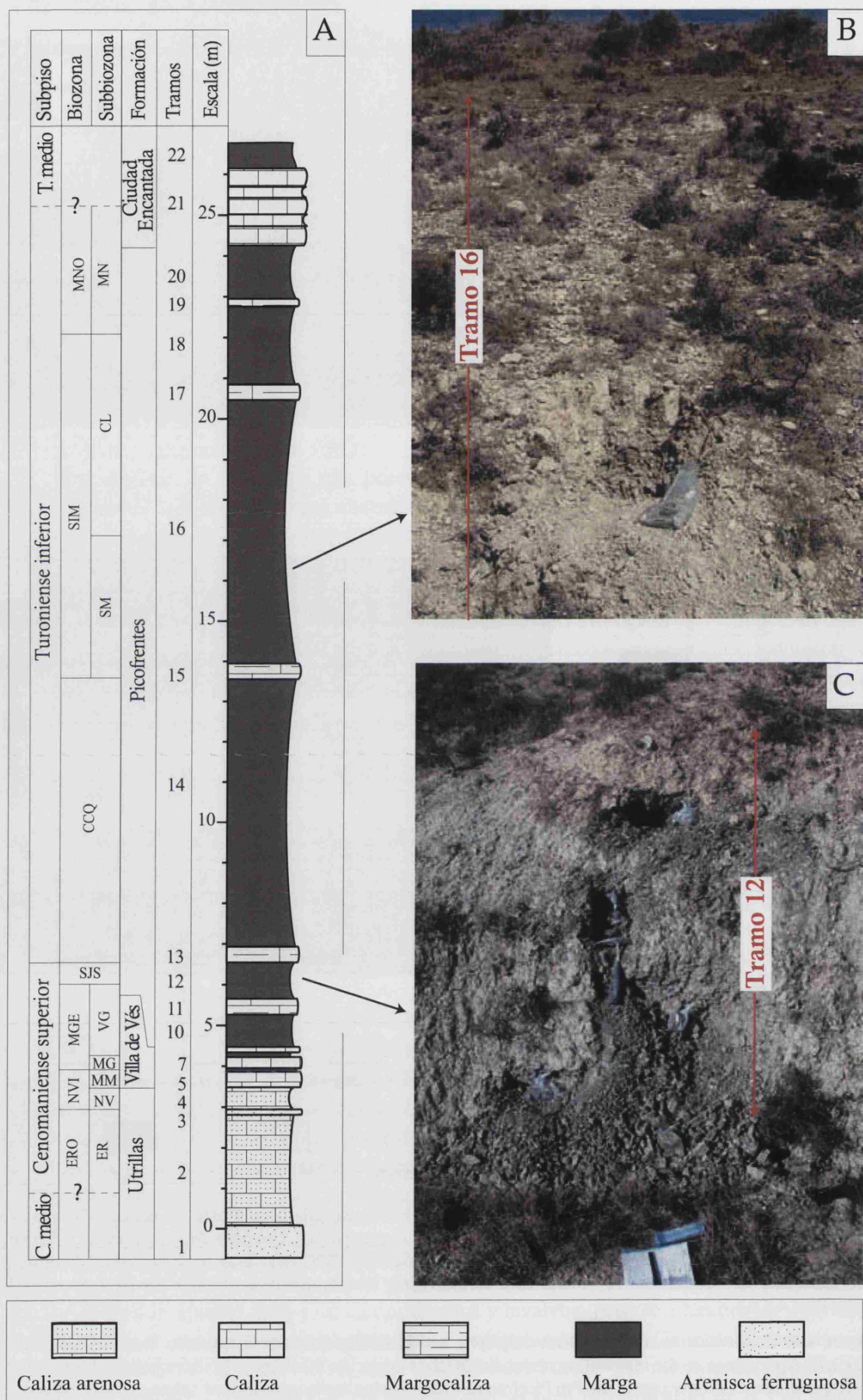


Figura 4.8. Sección de Condemios. A: Litoestratigrafía y bioestratigrafía (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Aspecto de los materiales de la Fm Picofrentes; C: Aspecto de los materiales de la parte inferior de la Fm Picofrentes con margas de color gris azulado que poseen valores de TOC reducidos. Subbiozonas de ammonites: ER - *Eucalycoceras rowei*. Las otras abreviaturas de las biozonas y subbiozonas de ammonites son las mismas que las de las Figs. 4.6 y 4.7.

Figure 4.8. Condemios section. A: lithostratigraphy and biostratigraphy (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Appearance of the material corresponding to the Formación Picofrentes; C: Appearance of the material corresponding to the lower part of the Fm Picofrentes with grey-blue marls reflecting low values of TOC. Ammonite zones and subzones same as Figs. 4.6 and 4.7 and ER - *Eucalycoceras rowei*.



Encantada que no ha proporcionado fósiles.

◀ **Figura 4.9.** Sección de Tamajón. A: Litoestratigrafía y bioestratigrafía (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Aspecto de los materiales de la parte superior de la Fm Picofrentes; C: Aspecto de los materiales de la parte inferior de la Fm Picofrentes con margas con tonos oscuros. Las abreviaturas de las biozonas y subbiozonas de ammonites son las mismas que las de las Figs. 4.6, 4.7 y 4.8.

◀ **Figure 4.9.** Tamajón section. A: Lithostratigraphy and biostratigraphy (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006); B: Appearance of the material corresponding to the upper part of the Fm Picofrentes; C: Appearance of the material corresponding to the lower part of the Fm Picofrentes with marls with grey color. Ammonite Zones and Subzones same as Figs. 4.6, 4.7 and 4.8.

5. DINOFLAGELADOS ACTUALES Y FÓSILES

5.1. CARACTERÍSTICAS GENERALES

Los dinoflagelados constituyen un grupo de organismos eucariotas, mayoritariamente unicelulares y biflagelados, con un rango de tamaño comprendido entre 2 μm y 2.000 μm (TAYLOR & POLLINGER, 1987). Están caracterizados por tener un único y gran núcleo denominado dinocarion (Fig. 5.1). En su interior, la cromatina tiene una organización diferente a la de los procariotas y a la de los otros eucariotas, ya que se encuentra condensada en fibrillas de unos 2,5 nm que forman los cromosomas. Durante la mitosis la pared nuclear o carioteca persiste, y los microtúbulos que constituyen el huso acromático la atraviesan mediante poros nucleares. Los cloroplastos, cuando están presentes, se hallan rodeados por tres membranas. El aparato fotosintético contiene siempre clorofila a. En algunas ocasiones, también presenta clorofila c2 (la clorofila c1 normalmente está ausente) y pigmentos xantófilos como la peridina, característica del grupo, y la fucoxantina (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, 1999). Además de los mencionados pigmentos, los dinoflagelados contienen en su citoplasma esteroides como el

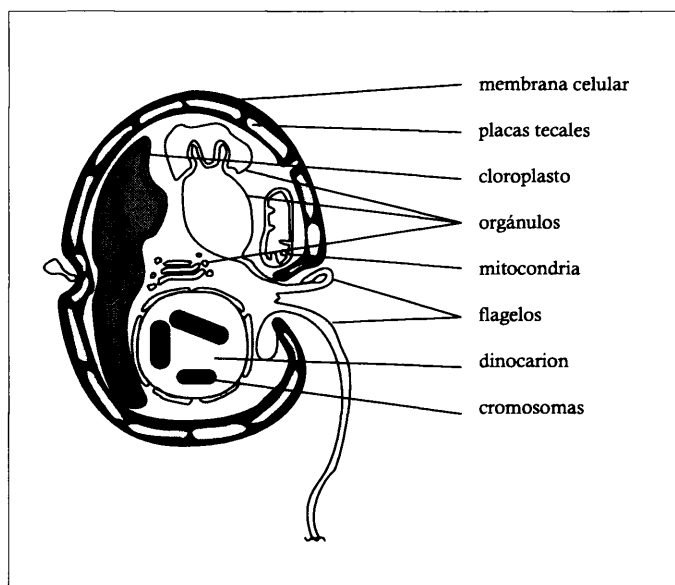


Figura 5.1. Esquema idealizado de las estructuras celulares características de los dinoflagelados actuales. Modificado de FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.1. Idealized representation of the cellular structures of modern dinoflagellates. Modified from FENSOME *et al.* (1996c).

dinosterol y el amfisterol que están probablemente asociados a una función estructural (WHITERS, 1987), de reserva lipídica o de protección contra eventuales depredadores (GINER *et al.*, 2003). Estos esteroides también se utilizan desde un punto de vista quimiosistemático para distinguir entre los diferentes grupos de dinoflagelados. Asimismo, por ser

moléculas muy estables, estas sustancias se consideran particularmente útiles para caracterizar procesos biológicos y geológicos en medios marinos. Su distribución permite cuantificar las aportaciones de origen terrestre y marino en sedimentos oceánicos. Por ejemplo, en materiales holocenos del Mar Negro, la presencia de gran cantidad de dinosterol, asociada a abundantes quistes, permitió inferir cambios bruscos de salinidad (BOON *et al.*, 1979).

Los dinoflagelados actuales presentan una historia biológica de tipo haplonte en el que tan sólo el núcleo del cigoto, producido durante la reproducción sexual, es diploide (2n).

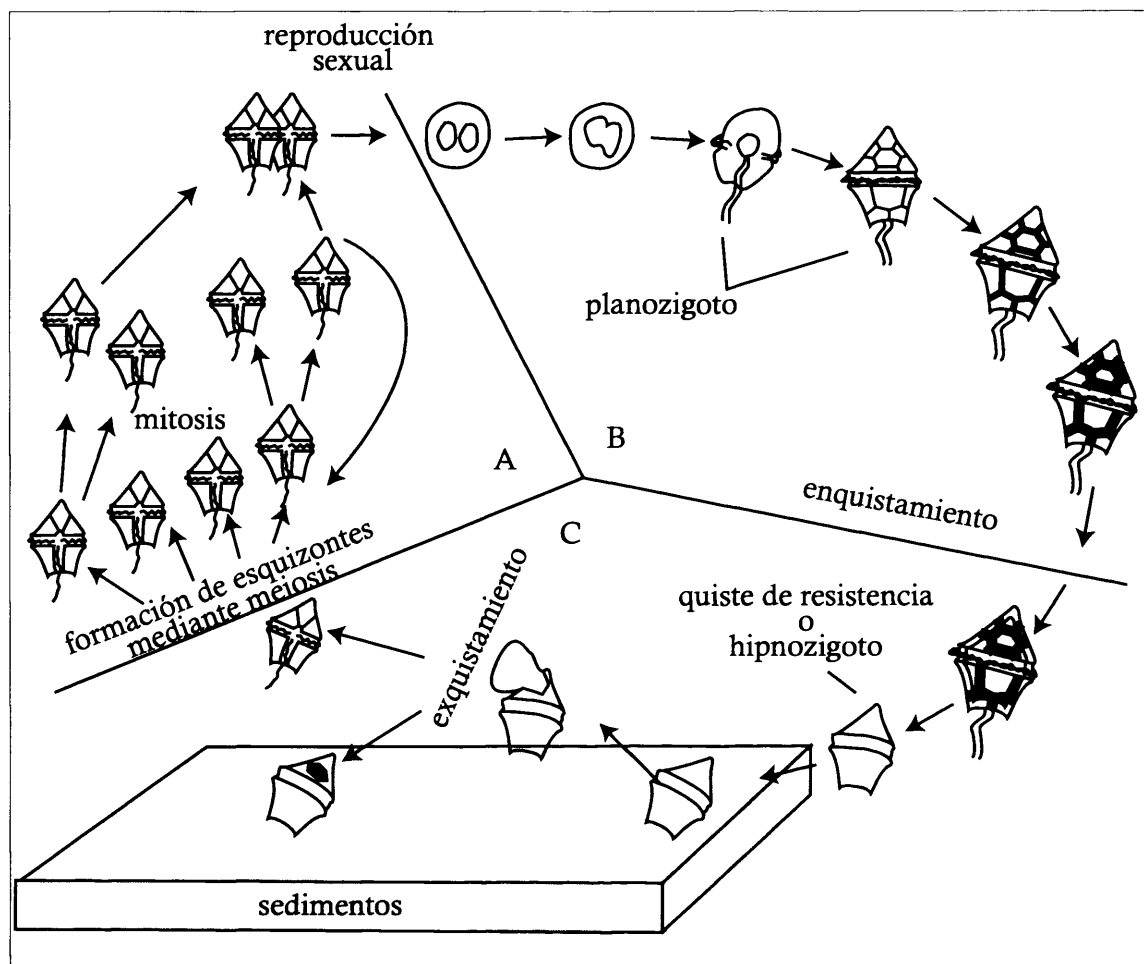


Figura 5.2. Esquema de la historia biológica de un dinoflagelado que incluye la reproducción sexual y la formación de quistes. A: Células móviles y haploides. B: Células móviles y diploides. C: Células diploides e inmóviles (salvo las que proceden del exquistamiento). Modificado de EVITT (1985) y FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.2. Idealized life-cycle involving sexual reproduction and cyst formation. A: Cells in this segment are motil and haploid. B: Cells in this segment are motil and diploid. C: Cells in this segment are nonmotil (except for the excysted cell) and diploid. Modified from EVITT (1985) and FENSOME *et al.* (1996c).

Este cigoto, llamado planozigoto, es móvil y tiene dos pares de flagelos. A su vez, este cigoto puede formar mediante meiosis células vegetativas haploides hijas (esquizontes) o, en ciertas condiciones, un quiste de resistencia inmóvil llamado hipnozigoto (Fig. 5.2).

Las condiciones para la formación de un quiste de resistencia por parte de un dinoflagelado no se conocen en su totalidad (GOODMAN, 1987). WALL *et al.* (1977) indicaron que dichos quistes podrían estar implicados en la reproducción, en la protección de los individuos en condiciones ambientales desfavorables, en la propagación asexual y en la dispersión por el medio. Los esquizontes representan el estado vegetativo de los dinoflagelados y suelen multiplicarse por mitosis atípicas. Durante éstas se puede compartir la teca materna entre las dos células hijas (desmosquisis) o desprenderse de la vieja teca, formando cada célula hija una teca completamente nueva (eleuterosquisis) (EVITT, 1985; PFIESTER & ANDERSON, 1985).

Las primeras observaciones de dinoflagelados se realizaron en la segunda mitad del siglo XVII (de acuerdo con TAYLOR, 1987) y la primera ilustración fue realizada por SLABBER (1778). Poco después, MÜLLER (1786) publicó nuevas ilustraciones de diferentes especies y a finales del mismo siglo, VON PAULA SCHRANK (1793) describió formalmente el género *Ceratium*, aún vigente, y su especie tipo *Ceratium pleuroceras*.

En la primera mitad del siglo XIX, se multiplicaron las descripciones de nuevas especies

gracias al trabajo de importantes investigadores entre los que cabe mencionar EHRENBURG (1830), que describió los géneros *Peridinium* y *Glenodinium* que atribuyó a la familia *Peridinaea* (al. *Peridiniaceae*) y MANTELL (1850) que definió el género *Spiniferites* a partir de material fósil y que, aunque en opinión de FENSOME *et al.* (1993b), es un sinónimo del género actual *Gonyaulax*, se deben mantener como taxones independientes para diferenciar los especímenes actuales de los fósiles. En la segunda mitad del siglo XIX, GOURRET (1883) publicó un estudio completo sobre los dinoflagelados del Golfo de Marsella, y STEIN (1883) una monografía donde estableció las características morfológicas de los dinoflagelados (GÓMEZ, 2007).

Entre los numerosos autores dedicados con posterioridad al estudio de los dinoflagelados, se debe mencionar a KOFOID (1907a, b, c, 1909, 1920), a sus colaboradores (KOFOID & MICHENER, 1911; KOFOID & SWEZY, 1921) y a DEFLANDRE (1935, 1936), quienes establecieron la nomenclatura utilizada para los distintos elementos estructurales y describieron un gran número de especies actuales y fósiles. Asimismo, las contribuciones de EISENACK (1967), EISENACK & KLEMENT (1964), EISENACK & KJELLSTRÖM (1971, 1972) y WETZEL (1940, 1948) fueron determinantes para establecer los pilares del conocimiento de los dinoquistes del Cretácico de Alemania y Escandinavia. El primer autor citado es el que ha venido realizando desde entonces un conjunto de catálogos sobre la Sistemática de los dinoflagelados, donde ha recopilado las diagnósticas de todas las especies fósiles conocidas

TAYLOR (1987) reconoció unas 2.000 especies vivientes; SOURNIA *et al.* (1991) señalaron un número de especies libres marinas comprendido entre 1.424 y 1.772 y, recientemente, GÓMEZ (2005) en otro estudio de recopilación bibliográfica, cifró las formas en 117 géneros marinos y 1.555 especies. Los géneros actuales más abundantes son *Protoperidinium* (264 especies), *Gymnodinium* (173 especies), *Dinophysis* (104 especies), *Gyrodinium* (87 especies), *Amphidinium* (76 especies), *Histioneis* (65 especies), *Ceratium* (64 especies) y *Gonyaulax* (60 especies).

5.2. LA MORFOLOGÍA DE LOS DINOFLAGELADOS

5.2.1. La forma móvil o esquizonte

La morfología de los dinoflagelados es compleja y depende del momento de su historia biológica. En este apartado se detallarán las principales características de los dinoflagelados libres en su estado vegetativo (esquizonte), y la forma de los hipnozigotos o quistes será detallada en los apartados siguientes.

En su estado libre, los dinoflagelados presentan, por lo general, una morfología asimétrica. Pueden ser atecados o desnudos, o acorazados tecados cuando están cubiertos por un anfiesma o conjunto de placas celulósicas incluidas en la membrana plasmática que les confiere un aspecto poliédrico espinoso. El conjunto de placas celulósicas se denomina teca y dichas placas tecales muestran un número, un orden y una posición específica que se denomina tabulación, que tiene una gran importancia en la sistemática de estos organismos por tratarse de un carácter muy conservador. Las especies atecadas, como algunas del género *Gymnodinium*, presentan una tabulación de vesículas externas llamadas anfiesmales que se ordenan espacialmente de manera análoga a las placas de las especies tecadas.

A pesar de la gran variedad morfológica de los dinoflagelados, existe un esquema común. Generalmente, tienen un flagelo transversal que rodea la célula y se sitúa dentro de un surco ecuatorial denominado cíngulo (Fig. 5.3), y otro flagelo longitudinal, en forma de látigo que se encuentra dentro de una hendidura longitudinal llamada sulco (*sensu* ALEGRET, 2004) que se extiende desde el cíngulo hasta el polo posterior del organismo. Ambos flagelos emergen de la cubierta del dinoflagelado por un poro llamado poro flagelar. La presencia de estos dos flagelos permite un movimiento de avance rotativo hacia adelante que fue descrito a finales del

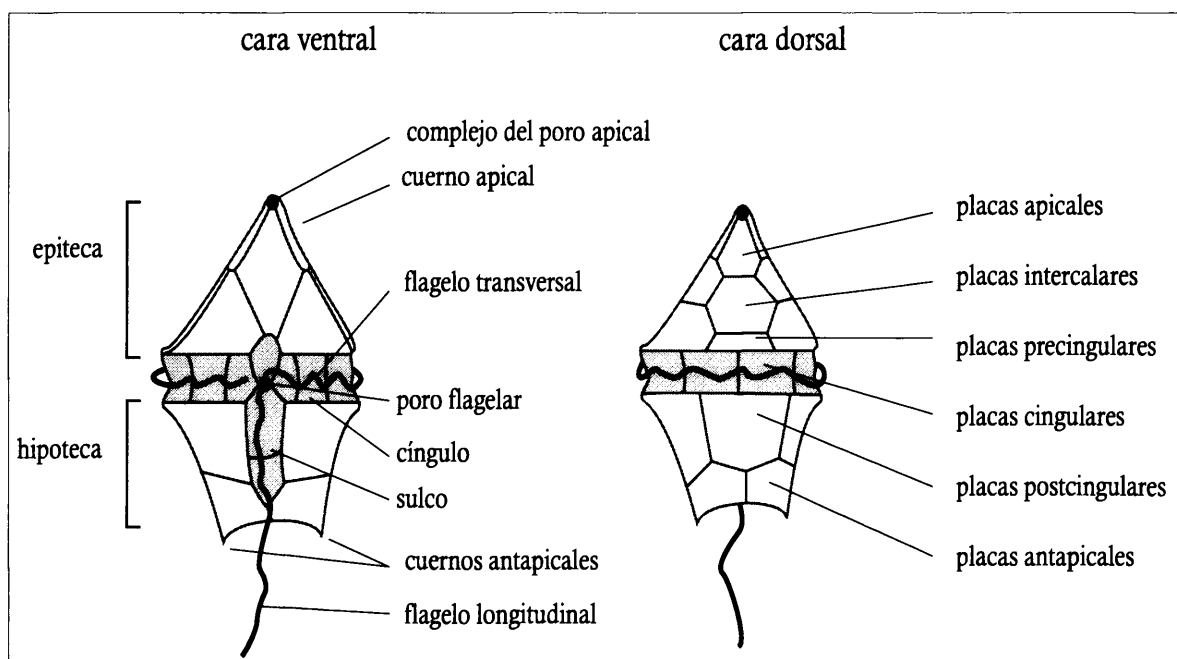


Figura 5.3. Morfología general de un dinoflagelado en la que se destacan los flagelos, cíngulos, sulcos y complejo del poro apical.

Figure 5.3. General morphology of a dinoflagellate with special emphasis on flagella, cingulum, sulcus and apical pore complex.

siglo XIX y sirvió para darle el nombre al grupo (FENSOME *et al.*, 1996c).

El lado del esquizonte por donde salen los flagelos e incluye el sulco, convencionalmente, se define como cara ventral, mientras que el diametralmente opuesto se llama cara dorsal. De forma similar, el cíngulo separa una parte anterior del esquizonte denominada episoma o epiteca (cuando el dinoflagelado es tecado), de una parte posterior llamada hiposoma o hipoteca (Fig. 5.3). En la zona apical del episoma se encuentra un área compleja de tamaño reducido, llamado Complejo del Poro Apical (CPA).

5.2.2. Patrones de tabulación

Teniendo en cuenta el número, la morfología y la disposición relativa de las placas tecales o paraplacas, se pueden distinguir seis grandes tipos de tabulación:

- Tabulación *gymnodinioidea* (Fig. 5.4A): las placas o vesículas amfiesmales que suelen ser numerosas, pequeñas y poligonales, se organizan de forma aleatoria o según series latitudinales. Concretamente, las especies actuales del género *Balechina* presentan este tipo de tabulación. Las formas fósiles de este grupo son escasas, aunque cabe mencionar al género *Dinogymnium* cuyo registro comienza en el Turoniense medio (WILLIAMS *et al.*, 2004) y que, particularmente, representa el estadio móvil de la historia biológica del dinoflagelado (FENSOME *et al.*, 1993b). Este tipo de tabulación se encuentra en el Orden Gymnodiniales (Tabla 6.1).

- Tabulación *suessioidea* (Fig. 5.4B): las placas están ordenadas en más de seis y menos de once series latitudinales. Se encuentra en los dinoflagelados del Orden Suessiales (Tabla 6.1) como, por ejemplo, el género jurásico *Suessia* y el actual *Symbiodinium*.

- Tabulación *dinofisioidea* (Fig. 5.4C): las placas se organizan en cuatro series latitudinales y longitudinales separadas por un cíngulo transversal y una sutura sagital, respectivamente. Esta tabulación se encuentra de forma dudosa en los géneros fósiles *Ternia* y *Palaeodinophysis*. En la actualidad es típica del género *Histioneis* y de los dinoflagelados del Orden Dinophysiales (Tabla 6.1).

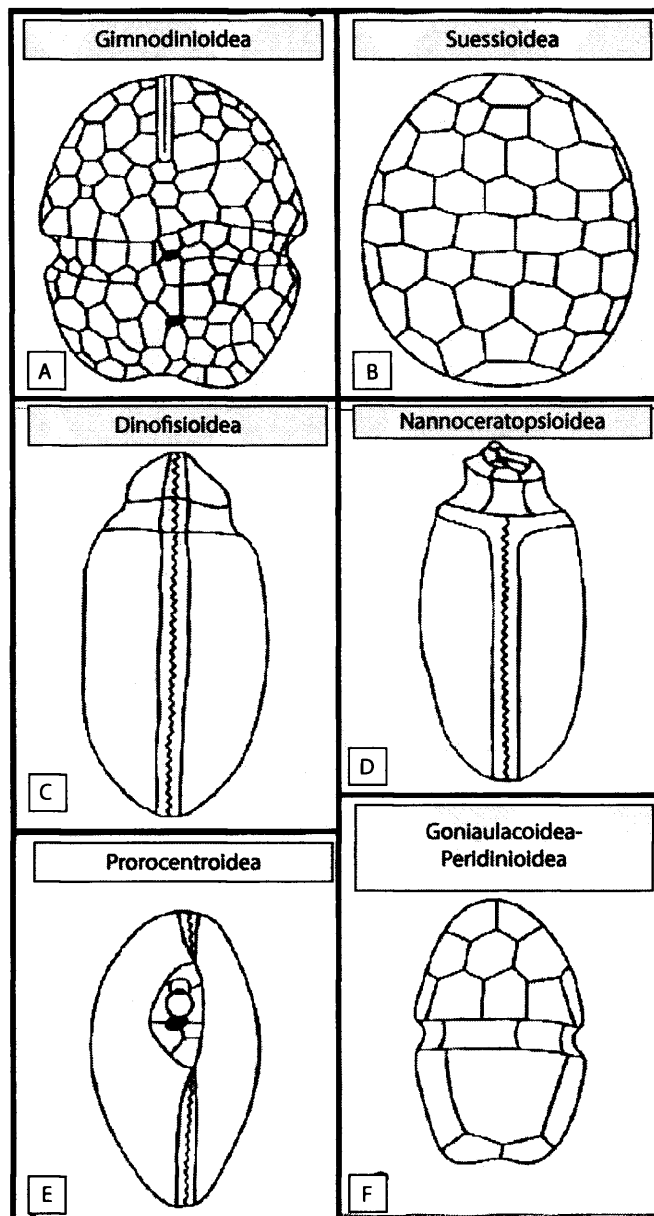


Figura 5.4. Tipos de tabulación. Modificado de FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.4. Tabulation types. Modified from FENSOME *et al.* (1996c).

- Tabulación *nannoceratopsioidea* (Fig. 5.4D): recuerda a la anterior ya que muestra un hiposoma con tabulación *dinofisioidea*. Sin embargo, se diferencia de ésta por presentar una sutura sagital constituida por diez placas que no se extiende hacia el episoma. Este tipo sólo se conoce en los dinoflagelados jurásicos del género *Nannoceratopsis* (Orden Nannoceratopsiales, Tabla 6.1).

-Tabulación *prorocentroidea* (Fig. 5.4E): se diferencia de las anteriores por carecer de cíngulo y sulco, y tener la inserción de los flagelos en la zona apical. Por el momento, no se conocen especies fósiles con este tipo de tabulación, que es típica de la Subclase Prorocentrophycidae (Tabla 6.1).

- Tabulación *goniaulacoidea-peridinioidea* (Fig. 5.4F): posee placas organizadas en cinco o seis series latitudinales y carece de sutura sagital. Existen varios sistemas de designación de las placas que incluyen los utilizados por KOFOID (1907c, 1909), TAYLOR-EVITT (EVITT, 1985), EATON (EATON, 1980) y EDWARDS (EDWARDS, 1990). El sistema de KOFOID (*op.cit.*) que tiene en cuenta

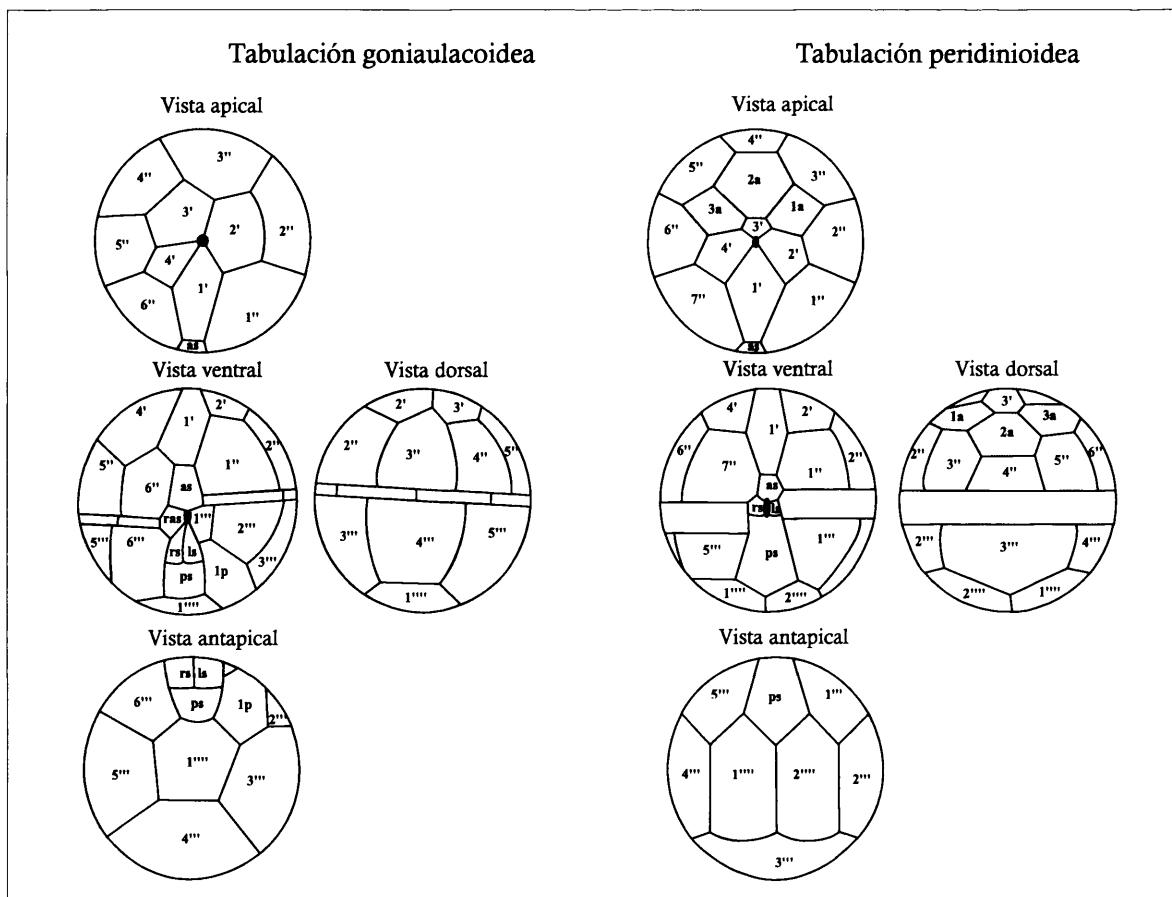


Figura 5.5. Izquierda - tabulación *gonyaulacoidea* (proyectada en una esfera). Derecha - tabulación *peridinioidea* (proyectada en una esfera). Las placas están numeradas de acuerdo con el sistema de KOFOED. Modificado de EVITT (1985) y FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.5. Left - Gonyaulaclean tabulation (as projected onto a sphere). Right - Peridiniaclean tabulation (as projected onto a sphere). Plates labelled according to the Kofoed tabulation system. Modified from EVITT (1985) and FENSOME *et al.* (1996c).

las características del cingulo, de las regiones apicales y antapicales (Fig. 5.5), se utiliza para caracterizar la tabulación del mayor número de tipos morfológicos distintos y por ello, es el que describiremos en este apartado y el que se utilizará en las descripciones sistemáticas.

El cingulo está formado por las placas cingulares y el sulco por las sulcales. Las placas inmediatamente anteriores al cingulo constituyen la serie precingular, y las inmediatamente posteriores, la postcingular. Las placas anteriores a las precingulares que rodean el CPA, constituyen la serie apical, mientras que las que se insertan en el polo antapical forman parte de la serie antapical. Las placas que aparecen entre las series precingulares y apicales, y entre las postcingulares y antapicales se llaman intercalares anteriores y posteriores, respectivamente. En este sistema se utiliza una numeración seguida por un superíndice que permite diferenciar las diferentes series. Así, las placas apicales se identifican con un número seguido por ('), las precingulares por (''), las postcingulares por ('') y las antapicales por (''''). De manera similar, las intercalares anteriores se representan con la letra (a), las intercalares posteriores con la (p), mientras que las placas que se encuentran en la zona del cingulo se indican con una (c) y las del sulco con una (s).

Dentro de la tabulación *gonyaulacoidea-peridinioidea*, se distingue el tipo *gonyaulacoide* que tiene una placa apical simétrica y dos placas antapicales, y el tipo *peridinioide* con una placa apical simétrica y una única placa antapical. De acuerdo con estas observaciones, la tabulación *gonyaulacoidea* se puede representar con la fórmula $4', 6'', 6c, 6''', 1''''$ y la *peridinioide* con $4',$

3a, 7'', var. c, 5'', 2'''' (las placas cingulares se presentan en número variable). El primer tipo se encuentra en el Orden Gonyaulacales y el segundo en el Orden Peridinales (Tabla 6.2).

5.2.3. Naturaleza de los quistes de resistencia

Con la probable excepción de las Gymnodinales (EVITT, 1985) el único estado de la historia biológica de un dinoflagelado que es capaz de fosilizar y, por tanto, formar parte del registro geológico es el quiste de resistencia (DALE, 1976; EVITT, 1985). Según estos autores, sólo entre un 10 y un 25% de las especies actuales producen quistes, siendo las especies marinas las que lo hacen de forma más asidua. DALE (1983) indicó que las especies que forman quistes de resistencia son más frecuentes dentro de los órdenes Peridinales, Gonyaulacales y Gymnodinales, y raras en Dinophysiales y Prorocentrales. GOODMAN (1987) precisó que menos de la mitad de los órdenes actuales presentan especies productoras de quistes y, de acuerdo con el inventario realizado por HEAD (1996), de las 260 especies productoras de quistes, más de 170 son marinas.

Si la posibilidad de formar quistes de resistencia varía de un grupo taxonómico a otro, otro factor importante de variación dentro de un mismo grupo es la naturaleza del quiste. Las especies actuales que producen quistes se pueden separar en dos categorías teniendo en cuenta la naturaleza química de los mismos. En una primera se agrupan las que forman quistes compuestos por polímeros celulósicos que no les permite fosilizar, ya que sufren una rápida degradación por microorganismos aerobios y anaerobios. De forma contraria, otras especies forman quistes con paredes de dinosporina (FENSOME *et al.*, 1993b). Esta molécula orgánica incluye un grupo heterogéneo de biopolímeros complejos con cadenas alifáticas de tamaño reducido (C_5 - C_{12}) y fragmentos aromáticos mono- o polimetilados en proporción variable (DE LEEUW *et al.*, 2006; VERSTEEGH *et al.*, 2007) que les confiere una gran resistencia a la degradación y la posibilidad de preservarse. Por ello, en el registro fósil de las especies de dinoflagelados hay un sesgo debido a aspectos intrínsecos a la biología y ecología de las diferentes especies y a los procesos tafonómicos.

Así, se debe tener en cuenta que las asociaciones de dinoquistes fósiles representan solamente una parte de las comunidades de dinoflagelados originales y que, además, existen una serie de factores todavía mal definidos que dificultan las eventuales correlaciones entre asociaciones preservadas y comunidades. EVITT (1985) señaló la existencia de grupos taxonómicos que produjeron quistes de composición química diferentes en distintos períodos geológicos. Por ejemplo, las 64 especies actuales (GÓMEZ, 2005) atribuidas a la familia Ceratiaceae pertenecen a un único género, *Ceratium*, y son conocidas por producir sólo quistes de naturaleza celulósica. Sin embargo, los miembros fósiles atribuidos a esta familia se encuentran de manera frecuente en materiales cretácicos o, más escasamente, en materiales del Paleoceno (*Odontochitina costata*), no hallándose en el registro más reciente (EVITT, 1985). La existencia de quistes de Ceratiaceae en materiales mesozoicos está condicionada por la presencia dinosporínica en su pared y su desaparición del registro a finales del Cretácico/ principios del Terciario, supuso un cambio en su naturaleza química durante este periodo.

En total, se ha estimado la existencia de unas 2.000 especies fósiles (TAYLOR, 1987). Sin embargo, la descripción de géneros y especies nuevas ha aumentado de forma continuada desde que se publicó el trabajo de TAYLOR, por lo que en la actualidad el número es aún más elevado.

Datos morfológicos, bioquímicos (MOLDOWAN *et al.*, 1996) y moleculares (FENSOME, *et al.*, 1999) apuntan un origen remoto (probablemente Precámbrico) de los dinoflagelados pero, por el momento, no se han reconocido formas fósiles en materiales anteriores al Triásico Medio (RIDING *et al.*, 2010).

5.2.4. Características morfológicas de los quistes de resistencia

Por lo general, los quistes se producen dentro de la teca del dinoflagelado y, por eso, adquieren una morfología que suele reflejar la estructura del planozigoto, con la posible excepción del género *Palaeoperidinium* que parece haber sido producido externamente a la teca (EVITT, 1985; HARDING, 1990a). Las características morfológicas de esta pared se denominan con el nombre de las estructuras características de la teca de la célula móvil precedido del prefijo “para” (EVITT, 1985; WILLIAMS, *et al.*, 2000). Así, los quistes de dinoflagelados fósiles pueden presentar un parasulco, un paracíngulo y una paratabulación. Por analogía con el esquizonte de donde procede, se suele

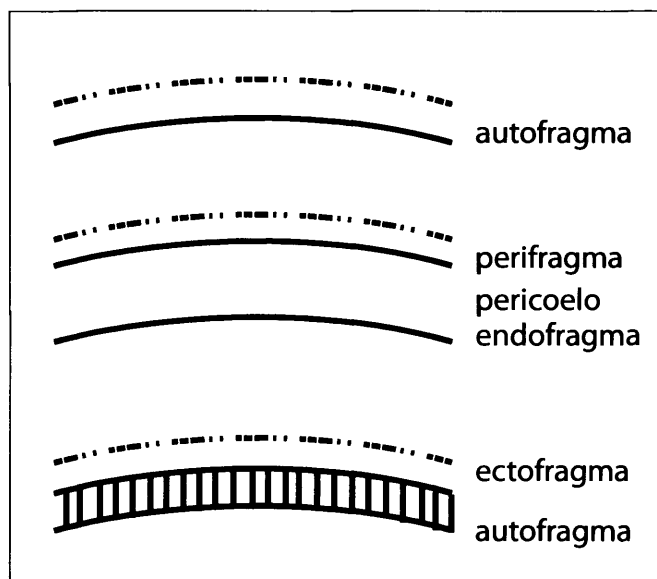


Figura 5.6. Esquema simplificado de las capas de los dinoquistes. Las líneas discontinuas indican la posición de la teca antes de su desaparición. Modificado de EVITT (1985) y FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.6. Simplified terminology of wall layers of dinoflagellate cysts. The dotted lines indicate the relative position of the theca prior to decay or disaggregation. Modified from EVITT (1985) and FENSOME *et al.* (1996c).

llamar epiquiste o epittracto a la parte anterior del quiste, e hipoquiste o hipottracto a la posterior.

Los dinoquistes son muy variados y pueden tener entre una

y cuatro paredes (*sensu* ALEGRET, 2004) (Fig. 5.6). Cuando sólo existe una se la denomina autofragma. Cuando aparecen dos paredes externas separadas por un espacio hueco o pericoelo, se las denominan endofragma y perifragma, y, al quiste, cavado. Cuando el espacio que separa

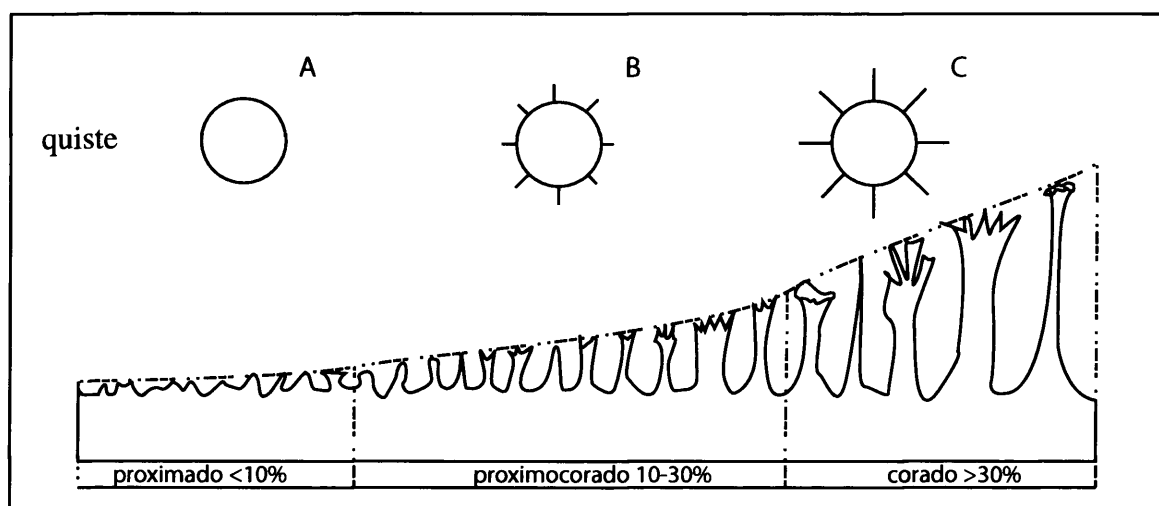


Figura 5.7. Diferentes longitudes de los procesos de la pared de los quistes de dinoflagelados y su nomenclatura. Modificado de FENSOME *et al.* (1996c).

Figure 5.7. Use of descriptive terms proximote, proximochorate and chorate based on process length as a percentage of the shortest diameter of the central body. Modified from FENSOME *et al.* (1996c).

estas dos paredes está relleno de diversas estructuras internas, a la envoltura más externa se le llama ectofragma.

Al quiste que no exhibe apéndices exteriores se le llama proximado (Fig. 5.7). Por el contrario, a un quiste con apéndices o crestas en su superficie exterior se denominará proximocorado o corado, dependiendo del tamaño de dicha ornamentación. El tamaño de los apéndices constituye un importante carácter diagnóstico en la identificación de los dinoquistes. Al acabar el periodo de dormancia, los dinoflagelados abandonan el quiste de resistencia en un proceso que se denomina exquistamiento (Figs. 5.2, 5.8). En este momento, la pared del quiste se abre y deja pasar al futuro esquizonte. La apertura resultante se llama arqueópilo y a la parte liberada, opérculo (*sensu* ALEGRET, 2004). El arqueópilo y el opérculo son caracteres morfológicos muy importantes en la identificación de las especies de dinoquistes. El arqueópilo suele estar formado por una placa o varias procedentes del epittracto, aunque se han podido documentar casos de arqueópilos hipotractales. Si el arqueópilo está compuesto por placa(s)

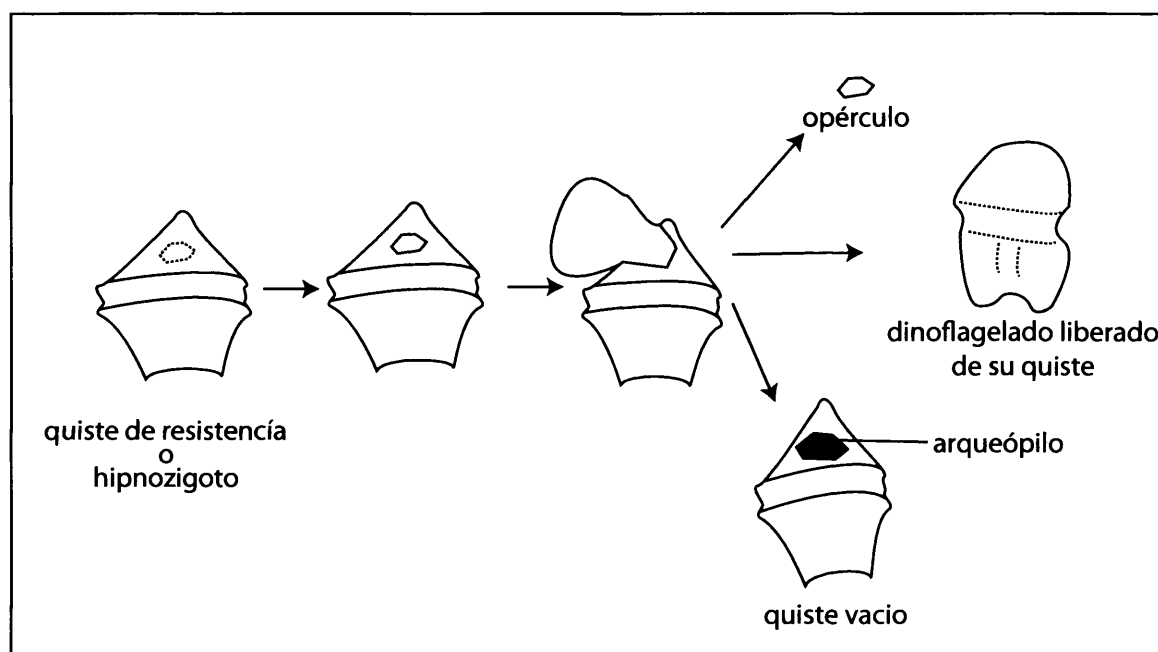


Figura 5.8. Detalle del exquistamiento en el que se enseña el arqueópilo y el opérculo.

Figure 5. 8. Excystment process with archeopyle and operculum indicated.

de una serie determinada se le puede denominar apical, intercalario, precingular o cingular en función de la serie latitudinal de placas involucrada. Por el contrario, cuando en su formación aparecen placas de varias series se llama arqueópilo de combinación. El tipo de arqueópilo se define con una fórmula donde (*A*) designa las placas apicales, (*I*) las intercalares anteriores, (*P*) las precingulares y (*C*) las cingulares. Las placas que se quedan unidas al quiste se diferencian con el símbolo tipográfico (@). Así el género *Ginginodinium* está caracterizado por un arqueópilo de combinación de tipo $(3I_{1a-3a})+P_{3''} @+P_{4''} @+P_{5''} @$.

5.3. ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA DE LOS DINOFLAGELADOS

5.3.1. Problemática y consideraciones preliminares

La historia biológica de los dinoflagelados incluye una fase de resistencia en forma de quiste, que no es móvil y les permite comportarse como partículas sedimentarias. Esta fue la principal razón por la que DALE (1996) señaló que estos organismos son buenos indicadores

de las condiciones ambientales de los fondos marinos. Sin embargo, debido a su complicada biología, los datos paleoecológicos que se pueden extrapolar tras estudiar distintas asociaciones deben ser considerados con precaución. Por ejemplo, es difícil reconocer si estas asociaciones pueden reflejar las condiciones de vida de los organismos en su fase móvil, las relaciones de los quistes con el ambiente sedimentario, o ambas cosas a la vez.

Además, hay que considerar la dificultad que existe al intentar relacionar las especies fósiles con las actuales dado el gran desconocimiento que existe todavía sobre las primeras. No todas las especies actuales de dinoflagelados producen quistes de resistencia, y los de muchas de ellas se comportan exclusivamente como partículas planctónicas que nunca llegan a formar parte de los sedimentos (DALE, 1983, 1986). En el caso de las especies con quistes bentónicos, las concentraciones de oxígeno y nutrientes en los fondos son importantes para que estos produzcan formas móviles (TAYLOR & POLLINGER, 1987; ANDERSON, 1998; GODHE *et al.*, 2001).

La posición del organismo dentro de la columna de agua cuando forma el quiste tiene importantes consecuencias. El enquistamiento está controlado por numerosos factores externos como la luz, la salinidad, la posición de las termoclinas y haloclinas y el contenido en nutrientes (PFIESTER & ANDERSON, 1987; ELLEGAARD *et al.*, 1998; GODHE *et al.*, 2001). En concreto, la formación del quiste tiene lugar en la zona fótica (DALE, 1983) por encima de las barreras físico-químicas constituidas por las halo- y termoclinas (GODHE *et al.*, 2001). Estudios recientes realizados tanto en medios naturales como en cultivos en laboratorio (LEWIS *et al.*, 1999; ELLEGAARD *et al.*, 2003; MERTENS, 2009a) han demostrado que los quistes tienen una gran sensibilidad a las condiciones ambientales del medio, a veces superior a las fases móviles, que se manifiesta por una acusada variabilidad morfológica (MERTENS, 2009a).

5.3.2. Distribución en sedimentos actuales

DALE (1996) indicó que la distribución de los dinoflagelados actuales es susceptible de reflejar cuatro señales ecológicas que responden (i) al clima, (ii) a la hidrografía-fisiografía, (iii) a la salinidad y (iv) a la productividad primaria.

i) El clima. Los estudios realizados a gran escala por WALL *et al.* (1977), DALE (1983, 1996) y MARRET & ZONNEVELD (2003), indicaron que los dinoflagelados se distribuyen de acuerdo a grandes zonas biogeográficas que corresponden básicamente a las zonas polares, boreales, templadas y tropicales/subtropicales. Además de un cambio en la composición específica, es decir, de unas especies por otras, se pudo constatar una disminución latitudinal de la diversidad de las comunidades, siendo las tropicales generalmente más diversas que las polares (WALL *et al.*, 1977; MUDIE, 1992; DALE, 1996; MATTHIESSEN *et al.*, 2005). DALE (1996), DE VERNAL *et al.* (1997) y MARRET & ZONNEVELD (2003) señalaron que las especies de dinoflagelados que poseen una distribución latitudinal más restringida están asociadas generalmente a ambientes neríticos.

ii) La señal hidrográfica-fisiográfica. La diversidad de las comunidades de dinoflagelados se incrementa según nos alejamos de la costa (WALL *et al.*, 1977; DALE, 1996), alcanzando sus valores más elevados en la zona de transición entre el ambiente hidrográfico costero y el oceánico, lo que corresponde al talud continental (*sensu* WALL *et al.*, 1977). DALE (1996) indicó que la transición entre los dominios hidrográficos costero/nerítico y oceánico es un límite ecológico relevante para el fitoplancton. El número de especies de dinoflagelados estrictamente oceánicas es muy reducido. Asimismo, la mayor parte de los quistes encontrados en sedimentos de fondos oceánicos han sido transportados desde la plataforma continental (DALE, *op. cit.*).

iii) La salinidad. Estudios realizados en comunidades actuales indican que la diversidad de los dinoflagelados disminuye con la salinidad (POSPELOVA *et al.*, 2004; MATTHIESSEN *et al.*, 2005 y referencias contenidas) y que las variaciones en la salinidad están acompañados de cambios morfológicos en los quistes (LEWIS *et al.*, 1999; ROCHON *et al.*, 2009). Los resultados

obtenidos en distintas regiones caracterizadas por experimentar cambios en la salinidad, como en el fiordo de Oslo (DALE, 1983), el Mar Báltico (DALE, 1996; ELLEGAARD *et al.*, 2002), el Mar del Norte (ELLEGAARD, 2000) y Mar el Negro (WALL *et al.*, 1973, VERLEYE *et al.*, 2009), sugieren que los cambios observados en la morfología de los quistes y en la composición de las comunidades ocurren independientemente de la latitud.

iv) La señal de productividad primaria. Las comunidades de dinoflagelados se utilizan para determinar la productividad biológica del plancton y para caracterizar zonas de surgencias (*upwelling*) y episodios de eutrofización (POWELL *et al.*, 1992; DALE & FJELLSA, 1994; DALE, 1996). Estudios realizados en zonas de *upwelling* del SO y NO de África (DAVEY, 1971; DAVEY & ROGERS, 1975; WALL *et al.*, 1977; ZONNEVELD *et al.*, 2000; HOLZWARTH *et al.*, 2007, 2010) y O de Perú (WALL *et al.*, 1977; LEWIS *et al.*, 1990, POWELL *et al.*, 1990) indicaron que las comunidades de dinoflagelados difieren según ambientes, diferenciando los estacionalmente estratificados cuyo enriquecimiento en nutriente es debido a aporte fluvial, las zonas de *upwelling* permanente y las áreas receptoras de polvo eólico.

5.3.3. Factores que influyen en la distribución de los dinoflagelados y sus quistes

La distribución de los dinoflagelados actuales depende de la autoecología de cada especie considerando sus capacidades natatorias y sus estrategias nutricionales (DALE, 1996). Además, está condicionada por las características del medio (temperatura, salinidad, radiación lumínica, contenido en nutrientes y naturaleza física de las aguas).

- Motilidad

Aunque existen dinoflagelados endoparásitos, simbioses y coloniales, la mayor parte de las especies son formas unicelulares libres cuya característica esencial es la posesión de dos flagelos. Esta característica les confiere una gran movilidad que les diferencia de otros grupos de organismos fitoplanctónicos como los cocolitofóridos y las diatomeas.

MARGALEF (1978) consideró que la energía hidráulica es el factor principal que controla la distribución del fitoplancton en la columna de agua. Así, enunció un modelo, denominado "Mandala", que relaciona a los dinoflagelados con medios estables y a las diatomeas con aguas mezcladas. Se considera que un medio es estable cuando la columna de agua presenta estratos con propiedades físico-químicas distintas. En los océanos y lagos la estratificación se suele producir durante el verano, cuando hay un calentamiento de las capas superficiales que favorece un gradiente térmico. Por lo general, estas condiciones se repiten anualmente y tienen como consecuencia una proliferación excesiva de dinoflagelados ("*bloom*") que llegan a ser dominantes en las comunidades fitoplanctónicas (REYNOLDS, 2006). Las zonas marinas que muestran una mayor estratificación se encuentran en las plataformas continentales y en las costas, donde se produce la mayor diversidad y abundancia de dinoflagelados (DALE, 1996).

- Estrategias de nutrición

De forma contraria a otros grupos planctónicos como las diatomeas y los cocolitofóridos, los dinoflagelados poseen estrategias de nutrición muy diversas que incluyen la fototrofia, la mixotrofia y la heterotrofia. Los dinoflagelados fototróficos realizan la fotosíntesis utilizando la energía de la luz solar para fijar dióxido de carbono y sintetizar materia orgánica. La luz representa un factor limitante para estas especies pero también es importante la presencia en el medio de nitrógeno, fósforo, azufre y elementos traza como el hierro. Por lo general, las especies autótrofas son formas libres, aunque existen algunas que se comportan como endosimbiontes de invertebrados y protistas, concretamente de foraminíferos, radiolarios y varios tipos de dinoflagelados. La incorporación de cloroplastos temporales en especímenes heterótrofos se

realiza al depredar sobre diferentes tipos de algas (kleptoplastidia) o por la asociación con dinoflagelados simbióticos (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, 1992).

En principio, las especies mixotróficas suelen ser fotosintéticamente activas pero ocasionalmente pierden los cloroplastos adquiriendo una nutrición heterótrofa. Existen especies mixotróficas facultativas (amfitróficas) y obligadas (SCHNEPF & ELBRÄCHTER, *op. cit.*). De acuerdo con LARSEN & SOURNIA (1991) y SCHNEPF & ELBRÄCHTER (*op. cit.*) alrededor de la mitad de los dinoflagelados vivos son mixo- o heterótrofos al estar desprovistos de cloroplastos.

Las especies heterótrofas utilizan los nutrientes ya elaborados por otros organismos. Son heterótrofas las que se alimentan de sustancias orgánicas disueltas en el medio, ingieren partículas orgánicas sólidas, viven como parásitas o realizan digestión intracelular de otros microorganismos (fagotrofia). La predación de dinoflagelados puede ser más o menos específica y realizarse sobre diferentes tipos de diatomeas, flagelados, ciliados, bacterias u otros dinoflagelados. Esta forma de ingesta es relativamente común, y presenta numerosas variaciones que permite a algunas especies ingerir presas de tamaño superior al suyo. Desde un punto de vista ecológico, los dinoflagelados heterótrofos estrictos forman parte del zooplancton (MATTHIESSEN *et al.*, 2005), que incluye al denominado microzooplancton (20-200 µm) y a los nanoflagelados (2-20 µm).

La existencia de diferentes estrategias de nutrición tiene consecuencias importantes en la distribución de los dinoflagelados. Así, las especies fotosintéticas habitarán en la zona fótica mientras que las hetero- y mixotróficas se encontrarán en lugares en donde se desarrolla una importante productividad primaria. Hoy en día se estima que alrededor del 50% de la productividad primaria de los océanos tiene lugar en zonas neríticas, costeras y de *upwelling*, que están caracterizadas por presentar un alto contenido en nutrientes. En los océanos actuales, las zonas de *upwelling* suelen estar dominadas por diatomeas y, en menor medida, dinoflagelados heterótrofos. Concretamente, la familia Protoperidiniaceae incluye mayoritariamente especies heterótrofas y su abundancia en zonas de *upwelling* refleja una notable abundancia de presas. La escasez de dinoflagelados fotosintéticos en estas zonas parece estar relacionada con la presión ecológica ejercida por las diatomeas que aquí suelen encontrarse en gran número (DALE, 1996; MATTHIESSEN *et al.*, 2005).

- Factores externos: luz, temperatura, salinidad y contenido en nutrientes

El objetivo de la migración diurna de los dinoflagelados es la optimización de la fotosíntesis y la absorción de nutrientes. La respuesta a la luz de las distintas especies autótrofas es variable y no solo depende de la especie considerada, sino también de su estado nutricional o fisiológico, del contenido del medio en nutrientes y de la temperatura (PRÉZELIN, 1987).

La gran mayoría de los dinoflagelados actuales son marinos. Únicamente se han descrito 220 especies de agua dulce (TAYLOR & POLLINGER, 1987), de las cuales un número reducido produce quistes (HEAD, 1996). TAYLOR & POLLINGER (*op. cit.*) indicaron la existencia de especies marinas que toleran concentraciones bajas y altas de salinidad, estando la producción de quistes negativamente afectada por las bajas (MATTHIESSEN *et al.*, 2005). Por otro lado, las variaciones morfológicas de los quistes que se encuentran asociadas con los cambios en la salinidad podrían tener una explicación morfofuncional relacionada con la flotabilidad (MERTENS *et al.*, 2009a).

El contenido en nutrientes desarrolla un papel determinante en la distribución de los dinoflagelados. DALE (1996) indicó que la diferencia existente entre los dominios costero/nerítico y oceánico se debe principalmente a la escasa concentración en nutrientes del segundo.

De acuerdo con REDFIELD *et al.* (1963), la composición molecular (C:N:P) del fitoplancton marino es por lo general y de forma estable de 106:16:1. El carbono es un componente fundamental de cualquier organismo vivo y dada su abundancia en forma de HCO_3^- o de CO_2 disuelto no es un elemento limitante en la distribución de los dinoflagelados y sus quistes.

El nitrógeno influye en la actividad de los dinoflagelados porque interviene, entre otros aspectos, en su actividad sexual (PFIESTER & ANDERSON, 1987; GODHE *et al.*, 2001). Así, la movilidad que poseen estos organismos les permite migrar hacia niveles ricos en nitrógeno (TAYLOR & POLINGHER, 1987). Por su parte, el fósforo en medios marinos se encuentra en forma de fosfatos inorgánicos (Pi) del tipo de los ortofosfatos (PO_4^{3-}) y pirofosfatos ($\text{P}_2\text{O}_7^{4-}$), u orgánicos (Po) como los ésteres del ácido fosfórico. En aguas tropicales oligotróficas la concentración en Pi puede ser extremadamente baja y constituir un factor de crecimiento limitante. La concentración en Pi también suele ser más baja en aguas dulces que en ambientes marinos. De acuerdo con DALE & FJELLSA (1994) y MARRET & ZONNEVELD (2003), los *blooms* que experimentan algunas especies señalan medios eutrofizados debido a altas concentraciones de nitrógeno o fósforo. Por su parte, el azufre es un elemento relativamente abundante en el medio marino y no suele ser limitante para el crecimiento de las poblaciones de dinoflagelados. Sin embargo, TAYLOR & POLINGHER, (1987) citaron casos de proliferación explosiva de dinoflagelados en ambientes anóxicos inducidos por la presencia de sulfuro de sodio.

A parte de estos compuestos, existen una serie de “elementos traza” que son menos frecuentes, pero necesarios para el crecimiento de los dinoflagelados. A pesar de representar una parte relativamente pequeña de su masa total, el hierro, el manganeso y el cobre son indispensables en el metabolismo de estos microorganismos. TAYLOR & POLLINGHER (1987) indicaron que las comunidades costeras de dinoflagelados podrían estar influenciadas positivamente por la concentración de hierro, aunque se desconocen los efectos precisos de este elemento sobre la formación de quistes y su morfología. En algunas circunstancias excepcionales, la falta de manganeso y de cobre puede limitar el crecimiento de los dinoflagelados. Sin embargo, TAYLOR & POLLINGHER (1987) indicaron que estos dos elementos suelen ser relativamente abundantes en medios marinos e incluso, en el caso del cobre, llegar a ser tóxico en concentraciones elevadas. Vitaminas como la cianocobalamina (B12), la tiamina (B1) o la biotina (B7) también son necesarias para el correcto funcionamiento del metabolismo de los dinoflagelados. Éstas son producidas por bacterias o algas, o entran por escorrentía en el medio marino.

6. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

6.1. INTRODUCCIÓN

Se han publicado numerosas clasificaciones de dinoflagelados en las que, por lo general, se habían considerado de manera separada las formas móviles y las fósiles (FENSOME *et al.*, 1993b). Concretamente, en la clasificación de TAPPAN (1980) se propusieron tres órdenes para las formas fósiles: Gymnodiniales, Peridiniales y Dinophysiales, este último incluye al género *Nannoceratopsis*. De forma distinta, para TAYLOR (1980) las Gymnodiniales constituían un grupo artificial. EVITT (1985) realizó una nueva propuesta que armonizaba las clasificaciones de los dinoflagelados actuales y fósiles, distinguiendo 5 órdenes: Prorocentrales, Dinophysiales, Peridiniales, Gymnodiniales y Nannoceratopsiales.

La clasificación más reciente fue realizada por FENSOME *et al.* (1993b) en la que tomaron como carácter fundamental la tabulación de los esquizontes actuales y la paratabulación de los quistes fósiles. Esto permitió unificar la sistemática de los dinoflagelados, distinguiéndose catorce órdenes, siete de los cuales incorporan taxones fósiles (Tablas 1 y 2). Estudios moleculares posteriores (FENSOME *et al.*, 1999; TAYLOR, 1999) han ratificado la propuesta inicial de FENSOME *et al.* (1993b) que es la que se ha tenido en cuenta en esa Tesis Doctoral por permitir la agrupación de taxones actuales y fósiles.

En el capítulo de Paleontología Sistemática se han considerado los siguientes aspectos en la descripción de cada una de las especies:

- Nombre del taxón seguido del autor o autores que lo describieron.
- Sinonimia seleccionada (*Selected synonymy*).
- Descripción o diagnosis original (*Original description or diagnosis*).
- Dimensiones del material tipo (*Dimension of the type material*).
- Material incluido en la descripción original (*Material of the original description*).
- Descripción del material estudiado (*Description of the studied material*).
- Dimensiones del material estudiado (*Dimensions of the studied material*).
- Observaciones (*Remarks*).
- Registro de la especie en materiales del Cenomaniense (*Previous records in Cenomanian material*).
- Registro de la especie en materiales del Turoniense (*Previous records in Turonian material*).
- Registro en la Península Ibérica (*Previous records in the Iberian Peninsula*).
- Distribución geográfica y estratigráfica del material estudiado (*Occurrence within the studied material*).

En los nombres de los dinoquistes y de los autores se han seguido las indicaciones de FENSOME *et al.* (2008b) o se han utilizado criterios taxonómicos propios debidamente justificados en el apartado de observaciones (*Remarks*). Para señalar cambios en los nombres de los taxones se han empleado las siguientes abreviaturas

División	Subdivisión	Clase	Subclase	Orden	Suborden	Familia			
Dinoflagellata*	Dinokaryota*	Dinophyceae*	Gymnodiniphycidae	Gymnodinales	Gymnodiniineae	Gymnodiniaceae			
						Polykrikaceae			
						Warnowiaceae			
				Actiniscineae	Actiniscaceae				
					Dicroerismaceae				
					Brachydiniaceae				
				Ptychodiscales	Amphitholaceae				
					Ptychodiscaceae				
					Suessiales	Symbiodiniaceae			
				Suessiaceae					
			Peridiniphycidae*	Ver Cuadro 2					
			Dinophysiphycidae	Nannoceratopsiales					
					Nannoceratopsiaceae				
					Oxyphysiaceae				
			Prorocentrophycidae	Dinophysiales					
				Dinophysaceae					
				Amphisoleniaceae					
		indeterminado	Prorocentrales						
				Prorocentraceae					
				Desmocapsales					
				Desmocapsaceae					
				Phytodinales					
				Phytodiniaceae					
			Dinocloniaceae						
			Thoracosphaerales						
			Thoracosphaeraceae						
			indeterminado						
	Blastodiniphyceae								
	Blastodinales								
	Blastodiniaceae								
	Protoodiniaceae								
	Cachonellaceae								
	Oodiniaceae								
	Haplozoaceae								
	Apodiniaceae								
	indeterminado								
	Noctiluciphyceae								
	Noctilucaceae								
	Kofoidiniaceae								
	Leptodiscaceae								
	indeterminado								
Syndinea	Syndiniophyceae		Syndinales			Duboscquellaceae			
						Syndiniaceae			
						Amoebophryaceae			
						Sphaeriparaceae			
						indeterminado			

Tabla 6.1. Relación entre los diferentes grupos sistemáticos de dinoflagelados a nivel de División, Subdivisión, Clase, Subclase, Orden, Suborden y Familia. Aparecen señalados los grupos encontrados en este estudio. Modificado de FENSOME *et al.* (2008b).

Table 6.1. Relation between the different systematic groups of dinoflagellates at the Division, Subdivision, Class, Subclass, Order, Suborder and Family levels. Recorded groups are highlighted by an asterisk. Modified from FENSOME *et al.* (2008b).

- *comb. nov. (combinatio nova)*, se ha insertado detrás del nombre del autor que propuso el nombre original y designó el holotipo e indica que corresponde a una nueva combinación y, en concreto, que una especie ha sido transferida a otro género.

- *stat. nov. (status novus)*, se ha insertado detrás del nombre del autor que propuso el nombre original, cuando se trata de un cambio de categoría taxonómica y, en concreto, cuando una subespecie fue elevada a la categoría de especie.

Cuando los taxones se han dejado en nomenclatura abierta se han utilizado las abreviaturas:

- *cf. (confer)*, insertada entre el nombre genérico y el específico, significa que el material es ligeramente diferente al de la especie original a la que se hace referencia.

- *aff. (affinis)*, insertada antes del nombre genérico, significa que el material considerado es bastante diferente al de la especie original que se considera.

Cuando la atribución de una especie a un género es incierta o dudosa, se ha colocado un símbolo de interrogación “?” detrás del nombre.

En el apartado de Sinonimia de cada una de las especies identificadas, se recoge las citas que se han hecho de dicha especie en todos los trabajos considerados en el capítulo de Antecedentes. Además, en los listados se han incluido todas las menciones a las especies descritas en este trabajo y que se habían registrado con anterioridad en la Península Ibérica,

Subclase	Orden	Suborden	Familia	Subfamilia
Peridiniphyceae*	Gonyaulacales*	Rhaetogonyaulacineae	Rhaetogonyaulacaceae	
		Cladopyxiineae*	Mancodiniaceae	Mancodinioideae
				Luehndeoideae
			Cladopyxiaceae*	
			Scrinocassaceae	
			Lotharingiaceae	
			Pareodiniaceae	Broomeoideae
				Pareodinioideae
			Indeterminado	Indeterminado
		Goniodomineae	Goniodomaceae	Goniodomoideae
				Gambierdiscoideae
				Helgolandinioideae
		Gonyaulacineae*	Gonyaulacaceae*	Pyrodinioideae
				Leptodinioideae*
				Cribroperidinioideae*
				Gonyaulacoideae*
				Indeterminado*
		Ceratiineae*	Ceratiaceae*	Areoligeraceae*
				Ceratocoryaceae
		Indeterminado	Heterodiniaceae	Ceratiaceae*
				Heterodiniaceae
	Peridinales*	Peridiniineae*	Heterocapsaceae	Crypthecodiniaceae
				Indeterminado
				Palaeoperidinioideae*
				Deflandreoidae*
				Calciodinelloideae
				Ovoidinioideae
				Wetzelielloideae
				Lithoperidinioideae
				Peridinioideae
				Indeterminado
	Indeterminado	Indeterminado	Indeterminado	Protoperidinioideae
				Diplopsalioideae
				Indeterminado
				Podolampaceae
				Indeterminado
				Glenodiniaceae
				Glenodiniaceae
				Indeterminado
	Indeterminado	Indeterminado	Indeterminado	Comparodiniaceae
				Oxytoxaceae
				Stephanelytracae
				Dollidiniaceae
				Indeterminado

Tabla 6.2. Relación entre los diferentes grupos sistemáticos de dinoflagelados dentro de la Subclase Peridiniphyceae. Aparecen señalados los grupos encontrados en este estudio. Modificado de FENSOME *et al.* (2008b).

Table 6.2. Relation between the different systematic groups of dinoflagellates of the Subclass of Peridiniphyceae. Recorded groups are highlighted by an asterisk. Modified from FENSOME *et al.* (2008b).

con la excepción de las referencias a grupos taxonómicos informales como por ejemplo “*Oligosphaeridium complex Group*” citado por BERTHOU & LEEREVELD (1990) o “*Exochosphaeridium mulleri-Exochosphaeridium phragmites complex*” citado por LEEREVELD (1997a, 1997b).

La cita propiamente dicha incluye el año de publicación del trabajo donde la especie fue descrita, eventualmente seguido por una letra cuando el autor ha publicado más de un estudio palinológico. Cuando el año va precedido de un símbolo de interrogación “?”, significa que existen dudas respecto a la asignación de esta cita a la especie que se está describiendo y se ha utilizado cuando la descripción o la figuración no se han considerado próximas a la descripción original del taxón. El nombre de la especie y de su autor que vienen a continuación se han escrito siguiendo los criterios taxonómicos y ortográficos empleados por el autor que los citó. Por ejemplo, la especie *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE, 1935) CLARKE & VERDIER, 1967 fue citada tal y como lo hizo FAUCONNIER (1979), como *Trichodinium castaneum*. De manera similar, se ha respetado la cita realizada por COURTINAT *et al.* (1991) de la especie *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 como *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) LOEBLICH & LOEBLICH, 1966. Cuando el autor de la cita no insertó

los nombres del autor del taxón después del nombre de la especie, se asumió una cita correcta. Por ejemplo, AZÉMA *et al.* (1990) citaron la especie *Odontochitina operculata* sin citar (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955.

En el apartado de Descripción o Diagnósis original se ha transcrito, en el idioma original, la descripción o diagnóstico que acompañaba al holotipo (o neotipo) de la especie considerada de acuerdo con el primer autor. Esta transcripción es, en la medida de lo posible, fidedigna al original en cuanto a la ortografía y a las expresiones empleadas. Por comodidad, se insertaron entre corchetes “[” y “]” las actualizaciones taxonómicas necesarias. De forma excepcional, se han transcrito descripciones o diagnósis enmendadas y se ha optado por este cambio cuando la pérdida del material original o la inadecuación de la descripción original lo justificaron.

Los apartados Dimensiones del material tipo y Material de la descripción original incorporan las dimensiones del holotipo o del material tipo así como su posición estratigráfica y su procedencia geográfica.

En el apartado de Descripción de las diferentes especies identificadas en los afloramientos se ha considerado la terminología utilizada por WILLIAMS *et al.* (2000) y FENSOME *et al.* (2009). De forma particular, el término “acuminado” se emplea para denominar procesos puntiagudos huecos, mientras que “acicular” se utiliza para procesos puntiagudos sólidos.

A continuación se señalan las dimensiones del material identificado. Se han medido la longitud y la anchura del cuerpo central (diámetro en caso de especies con cuerpo central esférico) y, cuando los ejemplares eran ornamentados se han considerado, la longitud y diámetro de los procesos y la longitud de los cuernos apicales y antapicales. En cada taxón, se ha indicado el número de especímenes medidos.

Las abreviaturas utilizadas son: L: longitud, W: anchura, P: procesos, M: membrana, E: endoquiste, PL: longitud de un proceso, AH: cuerno apical, AAH: cuerno antapical.

Las observaciones que siguen a la descripción del material encontrado son de índole sistemático. Se indican las diferencias entre las formas reconocidas en la Plataforma Castellana y especies morfológicamente similares. Se han comparado con las especies similares que previamente se han citado en materiales Cenomaniense–Turonense de las cuencas consideradas en el capítulo de Antecedentes. Asimismo, se hace referencia a las características generales del material identificado, considerando por un lado, las características morfológicas propias que las distinguen del tipo y que, en su caso, justifican la utilización de una nomenclatura abierta, y por otro, las posibles alteraciones tafonómicas.

En los apartados que vienen a continuación se relacionan la distribución geográfica y estratigráfica de las especies reconocidas. Se han confeccionado apartados separados para las citas correspondientes al Cenomaniense y al Turonense, teniendo en cuenta las áreas o dominios paleogeográficos en que fueron registradas. Para el O de Europa se han considerado: Cuenca Anglo-parisina, Cuenca Alemana, Cuenca del Mar del Norte, Cuenca de Bohemia, Cuenca de Aquitania, Cuenca Vocontiana y Región del Tethys, y en Norteamérica: Cuenca Interior del Oeste (Western Interior Seaway), Plataforma del Atlántico (Atlantic Coastal Plain), Margen continental de Nueva Escocia (Scotian Margin), y Oeste del Atlántico del Norte. Además, se ha hecho otro apartado para las citas en la Península Ibérica, donde se incluye la distribución estratigráfica de cada una de las especies identificadas, considerando un intervalo temporal entre el Titónico y el Senoniense.

Por último, se indica la distribución geográfica y estratigráfica y del material encontrado en este estudio, y en concreto, para cada una de las especies identificadas, se señala el número de ejemplares reconocidos en cada sección y su distribución estratigráfica.

6.2. DESCRIPTIVE PALAEOLOGY

This chapter represents an extended version of a paper published in Palynology (PEYROT, 2011). It includes the synonymy lists, the original diagnosis or descriptions of the species and their occurrences in the different palaeogeographic areas introduced in the chapter “*Antecedentes*”.

Division **Dinoflagellata** (BÜTSCHLI, 1885) FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Class **Dinophyceae** PASCHER, 1914

Order **Gonyaulacales** TAYLOR, 1980

Suborder **Cladopyxiineae** FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Family **Clasopyxiaceae** STEIN, 1883

Genus **Microdinium** COOKSON & EISENACK, 1960 emend. SLIMANI, 1994

Type. Microdinium ornatum COOKSON & EISENACK, 1960, p. 6–7, pl. 2, figs. 3–8, text-figs. 2–4.

Microdinium ornatum COOKSON & EISENACK, 1960

Plate 1, Fig. 1

Selected synonymy:

- 1960a *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, p. 6-7, pl. 2, figs. 3-8; text-figs. 2-4.
- 1966a *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; SARJEANT, p. 149, pl. 16, figs. 3-6; text-fig. 38.
- 1967 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; CLARKE & VERDIER, p. 66-67, pl. 5, figs. 11-14.
- 1969a *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; DAVEY, p. 132, pl. 4, fig. 5; text-figs. 13c, 13f.
- 1975 *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6.
- 1975 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.
- 1979 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; FAUCONNIER, p. 18, pl. 8, figs. 8-9.
- 1979a *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; HASENBOEHLER, p. 125, pl. 19, figs. 11-13.
- 1982 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173, pl. 15, fig. 12.
- 1983 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; SINGH, p. 115, pl. 39, fig. 7.
- 1985 *Microdinium* cf. *ornatum* COOKSON & EISENACK; FAUCONNIER, p. 658.
- 1987 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 165, pl. 9.2, figs. 7-8.
- 1988 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1988 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; SWEET & MCINTYRE, p. 515.
- 1988 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608, pl. 7, fig. 8.
- 1990 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 9.
- 1990 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; SVOBODOVÁ, p. 296, pl. 3, fig. 3.
- 1991 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 1, fig. 10.
- 1992 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; DUANE, p. 132-133, pl. 14, fig. 3.
- 1993 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; COURTINAT, p. 253.
- 1994 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994b *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 1, fig. 9.
- 1995 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; FECHNER, p. 134.
- 1995 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 765.

- 1996 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 284.
 1998 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 2000 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; DODSWORTH, p. 75-76.
 2000 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; PEARCE, p. 111, pl. 10, fig. 2.
 2003 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
 2006 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; ŽITT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69, fig. 20C.
 2009 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "Shell ovoidal, narrower end anterior, divided unequally by the relatively broad girdle; epitheca shorter than hypotheca. Plates bordered by low but distinct ledges, which frequently are perforated by a single row of holes and look like strings of beads in surface view. Sometimes the outer edge of the ledges may be missing, in which case the portions of the wall originally separating the perforations appear as isolated 'beads.' The surface of the plates may be ornamented by a varying number of small tubercles." (COOKSON & EISENACK, 1960a, p. 7).

Dimensions of the type. L 29 µm; W 27 µm.

Material of the original description. Albian-Turonian, Australia.

Description of the studied material. Cysts, proximate with a subspheroidal to ellipsoidal central body. Acavate. Epicyst shorter than hypocyst. Autophragm smooth. Paratabulation expressed by parasutural ridges. Combination archaeopyle of type 4A4I; operculum free.

Dimensions of the studied material. Seven specimens measured: L (excluding operculum: 5 specimens) 24 [31] 36 µm; L (including operculum: 2 specimens) 35 µm; W 27 [31] 33 µm.

Remarks. The specimens observed in the described sections are similar in shape and size to the type material described by COOKSON & EISENACK (1960a). *Microdinium ornatum* differs from *Microdinium reticulatum* VOZZHENNIKOVA, 1967 in possessing a smooth autophragm and from *Microdinium opacum* BRIDEAUX, 1971 in lacking the darkened and thickened region of the hypocyst. *Microdinium setosum* SARJEANT, 1966 and *Microdinium? crinitum* DAVEY, 1969 differ from *Microdinium ornatum* in having parasutural ridges with robust or fine spines, respectively.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (SARJEANT, 1966a; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; FOUCHER, 1979a; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; SINGH, 1983; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1990; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITT *et al.*, 2006), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Late Albian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988).

Occurrence within the studied material. Puente de Yedra (4 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Fuentetoba (3 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Suborder Gonyaulacineae Autonym

Family Gonyaulacaceae LINDEMANN, 1928

Subfamily Leptodinioidae FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Genus *Oligosphaeridium* DAVEY & WILLIAMS, 1966 emend. DAVEY, 1982

Type. *Xanthidium tubiferum* var. *complex* WHITE, 1842, p. 39, pl. 4, fig. 11 (basonym).

Oligosphaeridium complex (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966 Plate 1, Figs. 2–4

Selected synonymy:

- 1842 *Xanthidium tubiferum* var. *complex* WHITE, p. 39, pl. 4, fig. 11.
- 1848 *Xanthidium complex* (WHITE) BRONN, 1848, p. 1375.
- 1895 *Geodia? irregularis* MERRILL, p. 16; text-fig. 4.
- 1940 *Hystrichosphaeridium elegantulum* LEJEUNE-CARPENTIER, p. B222; text-figs. 11-12.
- 1946 *Hystrichosphaeridium complex* (WHITE) DEFLANDRE, p. 111.
- 1952 *Hystrichosphaeridium complex* (WHITE) DEFLANDRE; FIRTION, p. 156, pl. 9, figs. 2, 4, 5.
- 1964 *Hystrichosphaeridium complex* (WHITE) DEFLANDRE; COOKSON & HUGHES, p. 46, pl. 9, fig. 6.
- 1966b *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS, p. 71-74, pl. 7, figs. 1-2; pl. 10, fig. 3.
- ? 1967 *Hystrichosphaeridium* cf. *complex* (WHITE) DEFLANDRE; DEÁK & COMBAZ, p. 88, pl. 5, fig. 3.
- 1964 *Hystrichosphaeridium complex* (WHITE) DEFLANDRE; SERPAGLI, p. 99, pl. 18, fig. 8.
- 1967 *Hystrichosphaeridium complex* (WHITE) DEFLANDRE; CLARKE & VERDIER, p. 53, pl. 11, figs. 10-11.
- 1969a *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 146, pl. 5, figs. 6-7.
- 1970 *Oligosphaeridium cephalum* SAH, KAR & SINGH, p. 147, pl. 2, figs. 22-23.
- 1973 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 137.
- 1975 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 15, pl. 4, figs. 8-11.
- 1975 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 346.
- 1975 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS, pl. 5, fig. 16.
- 1975 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS & BRIDEAUX, pl. 19, fig. 9; pl. 21, fig. 2.
- 1976 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 8.
- 1977 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER & ROBASZYNSKI, p. 26.
- 1978 *Oligosphaeridium* cf. *complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS, p. 790, pl. 5, figs. 10-11.
- 1978 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS, p. 790, pl. 5, fig. 9.
- 1979 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 18, pl. 9, fig. 1.
- 1979a *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; HERNGREEN, p. 26.
- 1980 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Hystrichosphaeridium himalayense* MEHROTRA & SINHA, p. 152, pl. 1, figs. 7-9.
- 1982 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BELOW, p. 21-22, pl. 1, fig. 4, pl. 9, fig. 1; text-fig. 5n.
- 1982 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149. 172-173.
- 1982 *Oligosphaeridium* cf. *complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1984 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BELOW, p. 634, pl. 5, fig. 7.

- 1985 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BATTEN & UWINS, pl. 62, fig. 3.
1985 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 657-658.
1985 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FECHNER, p. 115, pl. 4, fig. 8.
1987 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 166.
1988a *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
1988b *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
1988 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
1988 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; SWEET & MCINTYRE, p. 515.
1988 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
1989 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; AURISANO, p. 153.
1990 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
1990 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PRÖSSL, 1990, p. 139.
1991 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
1991 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 6, fig. 10.
1992 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DUANE, p. 136, pl. 16, figs. 3-5.
1992 *Oligosphaeridium complexum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 212, pl. 20, figs. 1-2.
1993 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BEGOUEN, pl. 6, fig. 7.
1993 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, p. 253.
1994 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
1994a *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
1994b *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 1, fig. 4.
1995 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FECHNER, p. 134, pl. 3, fig. 1.
1995 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 766.
1995 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24, pl. 7, fig. 3.
1995 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 5.
1996 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 60.
1996 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 285.
1996 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LI & HABIB, p. 22.
1996 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 65, pl. 1, fig. 4.
1997a *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 410.
1997b *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 443.
1997 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ŽIT, NEKVASILOVÁ, BOSÁK, SVOBODOVÁ, STEMPROKOVÁ-JIROVÁ & STASSTNY, p. 144.
1998 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
1998 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 264, pl. 6, figs. 1, 8.
1999 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
1999 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 199.
1999 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; SKUPIEN, p. 7.
2000 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 74.
2000 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; MAHMOUD & MOAWAD, p. 406.
2000 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, p. 113, pl. 11, fig. 3.
2002 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; IBRAHIM, p. 778.
2002 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131.
2003 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 145.
2003 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
2005 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
2006 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69.
2007b *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 4.
2008 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132.
2009 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
2010 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.7.
2010 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÀ OCETE, p. 312.
2011 *Oligosphaeridium complex* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Emended diagnosis of the neotype. "Central body sub-spheroidal to ovoidal. Wall composed of thin endophragm and periphragm, the latter giving rise to processes. Processes simple or branched, cylindrical for most of their length, open and expanded distally, with aculeate or secate margin. Reflected tabulation inferred 4', 6'', 5-6''', 1p, 1'''''. Apical archaeopyle usually present having zig-zag margin. Processes in complete specimen not exceeding 18." (DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 71)

Dimensions of the neotype. L 35 µm; W 35 µm; PL 22-25 µm.

Material of the emended description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, with a spheroidal central body. Acavate. Processes hollow, open, mesotabular, absent in cingular series. Processes non-fenestrate, with expanded endings. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L (excluding operculum) 32 [42] 51 µm; W 36 [47] 56 µm; PL 23 [30] 46 µm.

Remarks. The specimens recorded in the studied material are comparable in terms of shape and size with the English Cenomanian material selected by DAVEY & WILLIAMS (1966) to be the neotype of the species. *Oligosphaeridium complex* can be distinguished from *Oligosphaeridium albertense* (POCOCK, 1962) DAVEY & WILLIAMS, 1969 in lacking the distal funnel-shaped termination of the processes and from *Oligosphaeridium? asterigerum* (GOCHT, 1959) DAVEY & WILLIAMS, 1969 in possessing more heterogeneous and ragged tip processes. *Oligosphaeridium totum* BRIDEAUX, 1971 differs from *Oligosphaeridium complex* in having long and funnel-shaped processes. *Oligosphaeridium prolixispinosum* DAVEY & WILLIAMS, 1966 can be distinguished from the other mentioned species by its elongated central body.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (FIRTION, 1952; COOKSON & HUGHES, 1964; DAVEY & WILLIAMS, 1966b; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979a; FOUCHER, 1979; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994a, 1995, 1996; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1994, 1995; DODSWORTH, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; FECHNER, 1995), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999; ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (DEÁK & COMBAZ, 1967; AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975); eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1982, 1984; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2000, 2002; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1976; FOUCHER & ROBASYNSKI, 1977; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988b; TOCHER & JARVIS, 1994b, 1995; FITZPATRICK, 1994, 1995; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (ŽITTT *et al.*, 1997, 2006; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic

continental margin (WILLIAMS, 1975), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Valanginian (LEEREVELD, 1997a), Hauterivian–Barremian (LEEREVELD, 1997b), Aptian–Albian (DAVEY, 1979; PEYROT *et al.*, 2007b); Cenomanian (HERNGREEN, 1980; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010). Additionally, BERTHOU & LEEREVELD (1990) reported cysts referred to as “*Oligosphaeridium complex Group*” in Berriasian/Valanginian, Hauterivian and Aptian–Albian material from Portugal.

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (52 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (28 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (27 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (14 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Oligosphaeridium pulcherrimum (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) DAVEY & WILLIAMS, 1966
Plate 1, Fig. 5

Selected synonymy:

- 1955 *Oligosphaeridium pulcherrimum* DEFLANDRE & COOKSON, p. 270-271, pl. 1, fig. 8; text-figs. 21-22.
- 1966b *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS, p. 75-76.
- 1967 *Hystriospheridium pulcherrimum* DEFLANDRE & COOKSON; CLARKE & VERDIER, p. 54-55, pl. 10, figs. 4-5.
- 1975 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS, pl. 5, fig. 15.
- 1976 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 12, pl. 3, figs. 9-10.
- 1979 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
- 1979a *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, fig. 8a.
- 1980 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 291.
- 1980 *Oligosphaeridium* cf. *pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 291.
- 1981 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; HASENBOEHLER, p. 17, pl. 21, figs. 2, 3, 5; pl. 22, fig. 1.
- 1982 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1984 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BELOW, p. 634, pl. 7, fig. 9.
- 1985 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BATTEN & UWINS, pl. 62, fig. 2; pl. 63, fig. 1.
- 1985 *Oligosphaeridium* sp. cf. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BATTEN & UWINS, pl. 63, fig. 2.
- 1987 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 166.
- 1988 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.17.
- 1988 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1990 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; PRÖSSL, p. 139, pl. 11, fig. 9.
- 1992 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 214, pl. 20, figs. 3-7.
- 1993 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BEGOUEN, pl. 6, fig. 9.
- 1996 *Oligosphaeridium* cf. *O. pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; LI & HABIB, p. 22.
- 1997a *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 411.
- 1997b *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 443.
- 2000 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, p. 113, pl. 11, fig. 6.
- 2002 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131.

- 2003 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301, pl. 2, fig. 5.
 2010 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; BARROSO-BARZENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON) DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARZENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “Coque ellipsoïdale munie d’un nombre peu élevé d’appendices (environ 14), dont la longueur est généralement inférieure au diamètre de coque, tous les appendices, environ à la moitié de leur hauteur, s’évasent plus ou moins largement en une sorte d’entonnoir largement perforé, presque réticulé, dont le bord est muni de nombreuses épines, parfois reliées entre elles par des sortes de trabecules” (DEFLANDRE & COOKSON, 1955, p. 270).

Dimensions of the type. 47 x 61 µm. PL 26-38 µm.

Material of the original description. Albion, Australia.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, with a spheroidal central body. Acavate. Processes hollow, open, mesotabular, absent in cingular series. Processes infundibular, distally fenestrate, with ragged endings. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: L (excluding operculum) 18 [30] 42 µm; W 25 [35] 43 µm; PL 12 [21] 35 µm.

Remarks. *Oligosphaeridium pulcherrimum* differs from *Oligosphaeridium albertense* (POCOCK, 1962) DAVEY & WILLIAMS, 1969, *Oligosphaeridium complex*, *Oligosphaeridium prolaxispinosum* DAVEY & WILLIAMS, 1966 and *Oligosphaeridium totum* BRIDEAUX, 1971 in having distally fenestrate processes. *Oligosphaeridium fenestratum* DUXBURY, 1980 differs from *Oligosphaeridium pulcherrimum* in having uniformly flared processes without ragged ends. The specimens from the present material differ from the type in having processes with a broader diameter, and from the material illustrated by BURGER (1980a) and PEARCE *et al.* (2000, 2003) in lacking fibrous bases.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967), German Basin (PRÖSSL, 1990), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), north of Africa (BELOW, 1984; MAHMOUD & MOAWAD, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003), German Basin (PRÖSSL, 1990), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992).

Previous records in the Iberian Peninsula. Valanginian (LEEREVELD, 1997a), Hauterivian (LEEREVELD, 1997b), Aptian (DAVEY, 1979), Albion (BERTHOU *et al.*, 1980; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (5 specimens): *Mammmites nodosoides* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (1 specimen): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone; Tamajón (3 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Subfamily **Cribroperidinioideae** FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Genus *Apteodinium* EISENACK, 1958 emend. LUCAS-CLARK, 1987

Type. *Apteodinium granulatum* EISENACK, 1958, p. 386–387, pl. 23, figs. 8–14.

Apteodinium maculatum EISENACK & COOKSON, 1960

Plate 1, Fig. 6

Selected synonymy:

- 1960 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, p. 4-5, pl. 2, figs. 1-3.
- 1960 *Apteodinium conjunctum* EISENACK & COOKSON, p. 5, pl. 1, figs. 7-8.
- 1979 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; DAVEY, p. 553.
- 1984 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; BELOW, p. 633, pl. 1, fig. 11.
- 1984 *Cribroperidinium conjunctum* (EISENACK & COOKSON) HELENES, p. 121.
- 1985 *Apteodinium* cf. *maculatum* EISENACK & COOKSON; FAUCONNIER, p. 657.
- 1992 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; DUANE, p. 74-75, pl. 2, fig. 2.
- 1994 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1996 *Apteodinium maculatum* subsp. *maculatum* EISENACK & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 64, pl. 1, fig. 7.
- 1998 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; MAO & LAMOLDA, p. 284, pl. 2, figs. 5-6.
- 1999 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; LAMOLDA & MAO, p. 79.
- 1999 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 2000 *Apteodinium maculatum maculatum* EISENACK & COOKSON; PEARCE, p. 114, pl. 1, fig. 9.
- 2009 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
- 2010 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “Shell broadly oval to circular in outline (no doubt originally spherical but usually flattened) with or without a circular equatorial girdle with low borders. Epitheca terminated by a short solid horn, which narrows from a broad base with straight or convex sides towards a blunt tip; a hoof shaped pylome is developed between the base of the horn and the position of the girdle. Shell membrane thin, finely granular, with a varying number of small thickened areas with circular outlines, each of which, in stained preparations, is surrounded by a more lightly stained ‘halo’. The thickenings generally occur in groups and are usually particularly well developed on the lid of the pylome. In some examples, the thickenings are numerous, in others only sparsely developed.” (EISENACK & COOKSON, 1960, p. 5)

Dimensions of the type. L 88 µm; W 78 µm.

Material of the original description. Aptian-Albian, Australia.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, proximate, acavate. Apical horn present and relatively short. Autophragm spongy to spongy-granular. Tabulation limited to the archaeopyle and cingulum. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions. Three specimens measured: L 44 [49] 54 µm; W 40 [47] 54 µm.

Remarks. *Apteodinium maculatum* differs from *Apteodinium granulatum* EISENACK, 1958 in having a thinner autophragm. *Apteodinium deflandrei* (CLARKE & VERDIER, 1967) LUCAS-CLARK, 1987 is distinguished from *Apteodinium maculatum* by the possession of a longer apical horn. The existence of several wall layers, suggested by LUCAS-CLARK (1987), was not seen in the studied material. The view of BACKHOUSE (1988), who considered the small circular areas observed on

the wall of some specimens, including the type material (EISENACK & COOKSON, 1960; NORVICK in NORVICK & BURGER, 1976; MORGAN, 1980a), to be preservational and of little taxonomic value, has been followed.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009)

Previous records in the Iberian Peninsula. Aptian-Albian (DAVEY, 1979), Cenomanian–Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (13 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (6 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (6 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (7 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Apteodinium sp. cf. *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960
Plate 1, Fig. 7

Selected synonymy:

See under *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960.

Description of the studied material. Gonyaulacacean (cribroperidinioid) cysts, proximate, acavate. Autophragm only slightly spongy. Weak tabulation. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum sometimes attached to the cyst.

Dimensions. One specimen measured: L 51 µm; W 46 µm.

Remarks. The specimens here described as *Apteodinium* sp. cf. *Apteodinium* differ from the holotype in having a thinner wall. This morphological characteristic may be related to a taphonomic alteration.

Previous records. Similar specimens not observed in the reviewed literature.

Occurrence within the studied material. Fuentetoba (5 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaa* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (5 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Cribooperidinium* NEALE & SARJEANT, 1962 emend. HELENES, 1984

Type. *Cribooperidinium sepimentum* NEALE & SARJEANT, 1962, p. 443-444, pl. 19, fig. 4, text-figs. 3a-b.

Cribooperidinium exilicristatum (DAVEY, 1969) STOVER & EVITT, 1978
Plate 8, Figs. 2-3

Selected synonymy:

1969a *Gonyaulacysta exilicristatum* DAVEY, p. 121, pl. 1, figs. 1-2; text-figs. 9a-b.



- 1978 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT, p. 150.
 1979 *Gonyaulacysta exilicristata* DAVEY; DAVEY, p. 554.
 1979a *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; ROBASZYNski, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANVIT & SORNAY, p. 290.
 1980 *Cribroperidinium* cf. *exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; ROBASZYNski, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANVIT & SORNAY, p. 290.
 1983 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; SINGH, p. 138, pl. 48, fig. 2.
 1985 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; FECHNER, p. 114, pl. 5, fig. 2.
 1988a *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988b *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
 1988 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 37, fig. 11.
 1989 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; FECHNER, p. 15, pl. 26, figs. 5-6.
 1990 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; PRÖSSL, p. 136.
 1992 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; COSTA & DAVEY, fig. 3.8.
 1994a *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1995 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; FECHNER, p. 134, pl. 3, fig. 7.
 1996 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 64.
 2010 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Cribroperidinium exilicristatum* (DAVEY) STOVER & EVITT; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 11k-11l.

Original diagnosis. "Shell subspherical; moderately well developed apical horn. Shell wall thick, finely but densely granular. Reflected tabulation 3', 1a, 6'', 6c, 6'''(-7'''), 1p, 1'''''. Plates boundaries marked by low, poorly defined crests, which sometimes form small spines at crestal nodes. Cingulum narrow, weakly leavorotatory; sulcus of moderate width, widening slightly posteriorly." (DAVEY, 1969a, p. 121)

Dimensions of the type. L 83 µm; W 68 µm; length of horn 12 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, proximate, acavate, with a short, sometimes prominent, apical horn. Ornamentation consisting in weakly defined parasutural and accessory septa present on most paraplates. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions. Four specimens measured: W 52 [66] 78 µm; L 49 [68] 87 µm.

Remarks. *Cribroperidinium exilicristatum* differs from *Cribroperidinium? intricatum* DAVEY, 1969 in having a much reduced size (66 x 68 µm rather than 125 x 108 µm for the latter). *Cribroperidinium? edwardsii* (COOKSON & EISENACK, 1958) DAVEY, 1969 and *Cribroperidinium orthoceras* (EISENACK, 1958) DAVEY, 1969 show much longer apical horns and more pronounced parasutural ornamentation. The specimens observed from the studied material often exhibit a very faint ornamentation difficult to identify.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNski *et al.*, 1980; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996), Vocontian Basin (FECHNER, 1985; FECHNER, 1989), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; SINGH, 1983).

Previous records in younger material. Not reported in the northern hemisphere in Turonian material. DAVEY (1978) registered this species in borehole material of probable Turonian age off South

Africa and PRINCE *et al.* (2008) described it in Santonian material from England.

Previous records in the Iberian Peninsula. Albian (DAVEY, 1979).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (3 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (23 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (15 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Tamajón (21 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Genus *Florentinia* DAVEY & VERDIER 1973 emend. DUXBURY 1980

Type. *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973, p. 186–187, pl. 2, figs. 1, 3–4, 6–7, 9.

Remarks. DAVEY & VERDIER (1973) erected the genus *Florentinia* to originally encompass cysts bearing one intratabular hollow process per reflected plate area (i.e., a simple mesotabular condition). Later, these authors (DAVEY & VERDIER, 1976) included species with more than one process per reflected plate area (i.e., contabular) as well as the existence of ‘non-tabulate’ specimens. The existence of simple mesotabular (*Florentinia mantellii*, *Florentinia cooksoniae*) and contabular (*Florentinia berran*) and intergrading forms (*Florentinia laciniata*, *Florentinia radiculata*) in a same genus is problematic. Recently, FENSOME *et al.* (2009) proposed the transfer of species of *Florentinia* with simple mesotabular processes to *Kleithriasphaeridium*. This transfer has not been followed here because of the variable morphology shown by the processes.

Florentinia sp. cf. *Florentinia berran* BELOW, 1982

Plate 1, Fig. 10

Selected synonymy for Florentinia berran:

- 1982 *Florentinia berran* BELOW, p. 7, pl. 5, figs. 1–4.
- 1984 *Florentinia berran* BELOW; BELOW, p. 634.
- 1988 *Florentinia berran* BELOW; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 41, fig. 10; pl. 42, figs. 2–4.
- 1988 *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* BELOW; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 8.
- 1995 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25, pl. 7, fig. 18.
- 1998 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 285, pl. 6, fig. 17.
- 1999 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 2000 *Florentinia berran* BELOW; ARAI, NETO, LANA & PEDRÃO, p. 362, fig. 12o.
- 2002 *Florentinia berran* BELOW; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131.
- 2002 *Florentinia berran* BELOW; IBRAHIM, p. 778, fig. 9j.
- 2002 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; IBRAHIM, p. 778, fig. 9m.
- 2010 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Florentinia* cf. *berran* BELOW; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Proximate bis proximochorate, zweischichtige Zyste. Zentralkörper sphaeroidal und gleichmässig mit 100–150 einander gleichenden hohlen Anhängen bedeckt. Die mit etwa 1/5 bis 1/8 des Zentralkörperdurchmessers sehr kurzen Anhänge reflektieren keinerlei Paratabulation. Sie sitzen mit breiter Basis dem Zentralkörper auf und verzüngen sich distal kontinuierlich zur oblaten, acuminaten, knöpfchenförmig verdickten oder bifiden Spitze. Proximal wie distal sind die Anhänge geschlossen. Benachbarte Forsätze können basal miteinander verbunden sein und aculeate, intratabulare Reihen bilden. Ein grosser, hohler, distal offener Antapikalforsatz mit ungleichmässig gekerbtem Rand, ermöglicht die Orientierung der Zyste. Das Periphragma ist glatt, scabrat oder fein granuliert. Die Archaeopyle ist vom Typ $\bar{A} +$

P₃..." (BELOW, 1982, p. 7)

Dimensions of the type. Diameter of central body 60 µm; PL 4–12 µm; AAH 18 µm.

Material of the original description. Late Albian–Early Cenomanian, Morocco.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, proximochorate to chorate, acavate. Processes of variable morphology according to plate series. Pre- and postcingular processes, contabular, larger than the cingular, sulcal and apical processes. Antapical process, distinctly hollow, much longer and larger than other processes. Combination archaeopyle of type (4A)@+P₃...

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 46 µm; PL 10 µm.

Remarks. *Florentinia berran* differs from *Florentinia clavigera*, *Florentinia cooksoniae*, *Florentinia mantellii*, *Florentinia radiculata* in having more numerous processes. *Florentinia ferox* and *Florentinia laciniata* can be distinguished from *Florentinia berran* by their longer processes, which divide distally into 2 or more tubules. The specimens here referred to as *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* BELOW, 1982 differ from the material presented by BELOW (1982) in having fewer processes and apical plates that remain attached to the cyst. MAO & LAMOLDA (1998) figured a specimen described as *Florentinia* cf. *berran* with the same overall morphology than the material recorded in the present study.

Previously reported occurrences. *Florentinia berran* has not been recorded in material outside of Africa and Brazil. BELOW (1982, 1984) and UWINS & BATTEN (1988) described it in Late Albian–Early Cenomanian from Morocco and Lybia, respectively. SCHRANK & IBRAHIM (1995), ARAI *et al.* (2000), MAHMOUD & MOAWAD (2002) and IBRAHIM (2002) reported *Florentinia berran* in Cenomanian material from Egypt. In their study of Cenomanian–Turonian material from Ganuza, MAO & LAMOLDA (1998) and LAMOLDA & MAO (1999) did not precise the exact stratigraphical position of *Florentinia* cf. *berran*.

Occurrence within the studied material (Florentinia sp. cf. *Florentinia berran*). Puentedey (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone.

Florentinia clavigera (DEFLANDRE, 1937) DAVEY & VERDIER, 1973
Plate 1, Figs. 11–12

Selected synonymy :

- 1937 *Hystriosphæridium clavigerum* DEFLANDRE, p. 71, pl. 14, figs. 1–2.
- 1963 *Baltisphaeridium clavigerum* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT, p. 88.
- 1966 *Hystrihokolpoma clavigerum* (DEFLANDRE) DEFLANDRE, *fiche micropaléontologique* (not validly published).
- 1969 *Hystrihokolpoma clavigerum* (DEFLANDRE) WILLIAMS & DOWNIE, p. 17.
- 1973 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER, p. 192.
- 1974 *Hystrihokolpoma clavigerum* (DEFLANDRE) DEFLANDRE; FOUCHER, p. 140.
- 1976 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 315, pl. 2, figs. 7–12.
- 1976 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; FOUCHER, p. 7.
- 1980 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290–291.
- 1980 *Florentinia* cf. *clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.

- 1981 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241, pl. 2, figs. 1-2.
 1981 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; MORON, p. 252, pl. 18, fig. 17.
 1982 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173, pl. 15, fig. 4.
 1988 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95.
 1988 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 12; pl. 41, fig. 5.
 1989 *Hystrichosphaera clavigera* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS, p. 176.
 1990 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; PRÖSSL, p. 137.
 1992 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 186, pl. 11, figs. 1-6.
 1993 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; BEGOUEN, pl. 3, fig. 12.
 1993 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; COURTINAT, p. 253.
 1998 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 285.
 1999 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; DODSWORTH, p. 75-76.
 2003 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2009 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.6.
 2011 *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "La coque de l'unique specimen que je possède, brisée en partie, est sensiblement sphérique et porte des appendices beaucoup plus nombreux que l'espèce précédente [*Hystrichokolpoma bulbosum* (EHRENBERG, 1838) MORGENROTH, 1968]. Leur forme, en massue, rappelle celle des appendices d'*H. bulbosum* (al. *Hystrichokolpoma bulbosum* (EHRENBERG, 1838) MORGENROTH, 1968), et l'un d'eux, comme on peut le voir sur la figure, est même, hormis son épine latérale, d'aspect très semblable à ceux-ci. Mais la base des processus n'est pas circulaire, elle est polygonale et forme une sorte de plateau légèrement surélevé au dessus de la surface de la coque, plateau sur lequel peuvent prendre naissance plusieurs appendices. La puissance et l'aspect général des processus sont beaucoup plus variables que chez *H. bulbosum*: certains sont très grêles, d'autres quoique assez minces, ont une base relativement large; il en est de pointus et de simples, d'autres sont bifurqués vers la moitié de leur hauteur. La surface de la coque est granulée, ou comme chagrinée, et elle est de teinte brun jaunâtre très clair." (DEFLANDRE, 1937, p. 71)

Dimensions of the type. Diameter of central body 45 µm; PL 25-32 µm.

Material of the original description. Senonian, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, chorate, acavate. Processes of variable morphology according to plate series. Processes (1-2 per plate), contabular, simple to deeply divided. Antapical process distinctly larger than pre- and postcingular ones. Cingular and sulcal processes slightly slender. Processes or tubules hollow with acuminate or, more rarely, capitate terminations. Combination archaeopyle involving one precingular plate and all apical plates.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: L 30 [36] 44 µm; PL 18 [19] 20 µm.

Remarks. *Florentinia clavigera* differs from *Florentinia cooksoniae*, *Florentinia deanei* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973, *Florentinia mantellii* and *Florentinia radiculata* in having processes with acuminate or capitate terminations. *Florentinia buspina* (DAVEY & VERDIER, 1976) DUXBURY, 1980, *Florentinia ferox* and *Florentinia laciniata* can be distinguished on the complex

nature of their processes, bi- or trifurcated distally. *Florentinia resex* DAVEY & VERDIER, 1976 differs in having smaller and more numerous processes.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; DODSWORTH, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), north of Africa (UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & VERDIER, 1976; FOUCHER, 1974, 1976; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981; BEGOUEN, 1993), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian and Turonian material (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (6 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Fuentetoba (7 specimens): *Mammites nodosoides* Zone; Tamajón (4 specimens): *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Florentinia cooksoniae (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980

Plate 2, Figs. 1–2

Selected synonymy :

- 1971 *Hystriosphæridium cooksoni* SINGH, p. 329-330, pl. 51, figs. 7-8; pl. 52, figs. 1-4
- 1971 *Hystriosphæridium cylindratum* BRIDEAUX, p. 91-92, pl. 26, figs. 69-70; pl. 27, fig. 74; text-fig. 9c.
- 1975 *Hystriosphæridium cooksoni* SINGH; WILLIAMS, tab.
- 1980 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY, p. 120, pl. 7, figs. 6-9; text-fig. 7.
- 1980 *Litosphaeridium cooksoniae* (SINGH) YU & ZHANG, p. 112.
- 1981 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; HASENBOEHLER, p. 138.
- 1981 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; MORON, p. 251-252, pl. 20, fig. 8.
- 1982 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1983 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; SINGH, p. 147, pl. 52, figs. 1-6.
- 1988 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.19.
- 1988 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 41, fig. 3.
- 1990 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
- 1992 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; SRIVASTAVA, p. 186, pl. 11, figs. 7-11.
- 1993 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; BEGOUEN, pl. 4, fig. 1.
- 1993 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; BLOCH, SCHRÖDER-ADAMS, LECKIE, MCINTYRE, CRAIG & STANILAND, p. 333, fig. 5.20.
- 1995 *Florentinia* cf. *cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25.
- 1996 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; DODSWORTH, p. 60.
- 1996 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; LI & HABIB, p. 22.
- 1997b *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; LEEREVELD, p. 442, fig. 10d.
- 1998 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; MAO & LAMOLDA, p. 285, pl. 9, fig. 12.
- 1999 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 1999 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 2000 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; DODSWORTH, p. 74.
- 2002 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; IBRAHIM, p. 778, fig. 91.
- 2003 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2009 *Kleithriosphæridium cooksoniae* (SINGH) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 40, pl. 6, fig. c.
- 2010 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2010 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLA OCETE, p. 312, fig. 4.7.

2011 *Florentinia cooksoniae* (SINGH) DUXBURY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "Central body ovoidal to subspherical, bearing about 25 wide processes; reflected tabulation as specified for the genus; each reflected plate occupied by one process; processes increasing in size toward the antapex; postcingular processes about 2 to 3 times larger than the precingular processes; antapical process distinctly larger and wider than other processes; processes very wide, open distally, cylindrical with straight sides and denticulate to serrate margins; width of the broad processes from about $\frac{1}{2}$ to equal to their length, narrow processes often slightly flared distally; length of the processes from $\frac{1}{6}$ to $\frac{1}{2}$ of the diameter of the central body; archeopyle apical; wall of the central body two layered; outer layer smooth to slightly granular; wall of the processes smooth to faintly fibrous." (SINGH, 1971, p. 329)

Dimensions of the type. L 67 μm ; W 50 μm ; PL 14–28 μm .

Material of the original description. Late Albian, Canada.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, chorate, acavate. Mesotabular ornamentation. Processes of variable morphology according to plate series. Antapical, pre- and postcingular processes distinctly larger than the cingular, sulcal and apical processes. Combination archaeopyle of type $4A+P_3$ or $(4A)@+P_3$. Operculum free or apical plates showing only incipient splitting.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L 36 [46] 52 μm ; PL 16 [21] 27 μm ; process diameter 9 [11] 14 μm .

Remarks. BELOW (1982) considered *Florentinia cooksoniae* to be a junior synonym of *Florentinia mantellii*. However, the greater length (16–27 μm rather than 13–21 μm for the present material) and diameter (9–14 μm rather than 4.5–4.9 μm for the present material) of the tubular processes of the specimens attributed to *Florentinia cooksoniae* allow its distinction from the morphologically close *Florentinia mantellii*. *Florentinia deanei* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973 can be distinguished from *Florentinia cooksoniae* by the lagenate nature of its processes. In contrast to the Canadian and English material described by SINGH (1971) and DUXBURY (1980) respectively, the present specimens show a combination archaeopyle involving one precingular plate and all the apical plates.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (ROBASZYNSKI *et al.*, 1982; DODSWORTH, 1996, 2000), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; SRIVASTAVA, 1992; BLOCH *et al.*, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (ROBASZYNSKI *et al.*, 1982), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Hauterivian–Barremian (LEEREVELD, 1997b), Aptian–Albian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Albian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010) and Turonian (MORON, 1981).

Occurrence within the studied material. Puentedey (7 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone, *Kamerunoceras turoniense* Zone; Fuentetoba (8 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaaasi* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (8 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone.

Florentinia ferox (DEFLANDRE, 1937) DUXBURY, 1980

Plate 2, Fig. 3

Selected synonymy :

- 1937 *Hystrichosphaeridium ferox* DEFLANDRE, p. 72, pl. 14, figs. 3-4.
 1965 *Baltisphaeridium ferox* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT, p. 90.
 1967 *Baltisphaeridium ferox* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT; CLARKE & VERDIER, p. 73-74, pl. 15, fig. 4.
 1969a *Hystrichokolpoma ferox* (DEFLANDRE) DAVEY, p. 159, pl. 9, figs. 5-7.
 1974 *Hystrichokolpoma ferox* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 141.
 1975 *Hystrichokolpoma ferox* (DEFLANDRE) DAVEY; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12, pl. 21, fig. 3; pl. 23, fig. 9.
 1976 *Silicisphaera ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER, p. 322, pl. 3, figs. 1-2; text-fig. 4.
 1976 *Silicisphaera* aff. *ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER, p. 325, pl. 3, figs. 3-5; text-fig. 5.
 1976 *Hystrichokolpoma ferox* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 7.
 1977 *Hystrichokolpoma ferox* (DEFLANDRE) DAVEY; HABIB, p. 344.
 1979a *Silicisphaera* cf. *ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY, 1980, p. 121.
 1980 *Silicisphaera ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1980 *Silicisphaera* cf. *ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
 1981 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1982 *Silicisphaera ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1985 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; FECHNER, p. 114, pl. 1, fig. 11.
 1987 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1988 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1990 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1992 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; DUANE, p. 106-107, pl. 9, fig. 2.
 1992 *Silicisphaera ferox* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 222-223, pl. 24, figs. 6-9; pl. 25, figs. 1-5.
 1993 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; BEGOUEN, pl. 4, fig. 3.
 1994 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994b *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; TOCHER & JARVIS, p. 20.
 1995 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; FITZPATRICK, p. 765.
 1996 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Florentinia* cf. *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; LI & HABIB, p. 22.
 1999 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; SKUPIEN, p. 6.
 2000 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; PEARCE, p. 116.
 2003 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2003 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
 2009 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.8.
 2011 *Florentinia ferox* (DEFLANDRE) DUXBURY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “La coque est ellipsoïdale ou légèrement ovoïde. Comme la précédente [*Raetiaedinium truncigerum* (DEFLANDRE, 1937) KIRSCH, 1991], elle porte des appendices de deux sortes, mais qui, ici, sont tous coniques et acérés. Les uns sont des cornes droites ou recourbées; les autres, qui sembleraient être formés par la confluence à leur base de plusieurs cornes, se présentent comme de courts cylindres se terminant par plusieurs cônes plus ou moins allongés. L’ensemble rappelle assez bien, dans certains cas, les racines d’une molaire. La surface de la coque est ponctuée et l’on observe, comme chez *H. clarigerum* (al. *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE,

1937) DAVEY & VERDIER, 1973), un ressaut du tégument à la base des systèmes de cornes. Il se forme ainsi une sorte de plateau, d'ailleurs irrégulièrement délimité." (DEFLANDRE, 1937, p. 72)

Dimensions of the type. L 46 µm; W 36 µm; PL 15–17 µm.

Material of the original description. Senonian, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, proximochorate to chorate, acavate. Processes, contabular, distally aculeate. Pre- and postcingular processes, medially trifurcate, distinctly larger than the cingular, sulcal, antapical and apical processes. Combination archaeopyle of type 4A+P₃ or (4A)@+P₃. Operculum free or apical plates showing only incipient splitting.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 73 µm; PL 24 µm.

Remarks. *Florentinia ferox* differs from *Florentinia laciniata* in the absence of a large and distinctive antapical process. *Florentinia resex* DAVEY & VERDIER, 1976 can be distinguished on the basis of its smaller, deeply furcated pre- and postcingular processes. *Florentinia buspina* (DAVEY & VERDIER, 1976) DUXBURY, 1980 differs from *Florentinia ferox* in having larger, and more complex postcingular processes. As noted by DAVEY & VERDIER (1973, 1976) for French Albien and Turonian-Senonian material, the present Spanish forms show a combination archaeopyle involving one precingular plate and all the apical plates. The specimens from the studied material have longer processes (24 µm) than those of the type material (15–17 µm).

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Bohemian Basin (SKUPIEN, 1999), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (FECHNER, 1985), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), western North Atlantic (HABIB, 1977).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a, FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; DAVEY & VERDIER, 1976; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Florentinia ferox* has not been previously described in the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puentedey (2 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone, *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Florentinia laciniata DAVEY & VERDIER 1973

Plate 2, Fig. 4

Selected synonymy :

1973 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, p. 186–187, pl. 2, figs. 1, 3–4, 6–7, 9.

1975 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; VERDIER, p. 194.

1976 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 316, pl. 4, figs. 4–7.

- 1979 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; FAUCONNIER, 1979, p. 16, pl. 7, fig. 3.
- 1980 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; HASENBOEHLER, p. 138.
- 1982 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1982 *Florentinia* cf. *laciniata* DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1984 *Florentinia laciniata* subsp. *laciniata* DAVEY & VERDIER; BELOW, p. 634, pl. 4, fig. 1.
- 1985 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; BATTEN & UWINS, pl. 65, fig. 4.
- 1987 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 165.
- 1988 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95.
- 1988a *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 41, figs. 4, 8.
- 1988 *Florentinia* sp. cf. *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 41, fig. 49.
- 1990 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; PROSSL, p. 137.
- 1991 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 3, fig. 2.
- 1990 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1992 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; DUANE, p. 108, pl. 9, fig. 3.
- 1992 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 186, pl. 12, figs. 1-6.
- 1993 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; BEGOUEN, pl. 4, fig. 4.
- 1993 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; COURTINAT, p. 253.
- 1994a *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
- 1994b *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 3, fig. 2.
- 1995 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25.
- 1996 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 65, pl. 1, fig. 2.
- 1997b *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; LEEREVELD, p. 442.
- 1998 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 266, pl. 1, fig. 11; pl. 6, fig. 14.
- 1999 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 1999 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 1999 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; SKUPIEN, p. 6, pl. 2, figs. 2-3.
- 2002 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; IBRAHIM, p. 778.
- 2003 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2006 *Florentinia* cf. *laciniata* DAVEY & VERDIER; ŽITŤ, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŽAGORSEK, p. 69.
- 2008 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 7.
- 2010 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "The cyst wall is smooth to granular and bears processes of considerable size variation which are basically thin walled, hollow, often striate and give rise to distally truncated tubules. The apical processes are relatively narrow and are composed of one or two tubules. The precingular processes are large, having broad base but flattening distally; they divide medially to give two or more tubules. The cingular processes have elongate flattened narrow bases from which, usually arise two long tubules. In the post cingular series there are 4 large (larger than the precingular processes), broad-based processes which are flattened distally and bear a number of tubules. These processes (2'', 3'', 4'' and 5'') vary in size with process 3'' being the smallest of the serie and 5'' being the largest. The first postcingular (1'') and the posterior intercalary (1p) processes are reduced and are difficult to distinguished from the sulcal processes. The latter are thin, simple or bifurcating tubules. The antapical process is long and tubular, typically open and occasionally gives rise distally to small tubules. The archeopyle is typically a combination of apical plates (1-4') and a precingular plate (3''); very rarely the apical region may remain attached with perhaps an incipient apical-precingular tear being present." (DAVEY & VERDIER, 1973, p. 186).

Dimensions of the type. L 36 µm; W 44 µm; PL 15–30 µm.

Material of the original description. Late Albian, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, chorate, acavate. Ornamentation mesotubular. Pre- and postcingular processes larger than the cingular, sulcal and apical processes, distally furcated. Antapical process distinctly larger, hollow with a serrate margin. Combination archaeopyle of type 4A+P₃ or (4A)+P₃. Operculum free or apical plates showing only incipient splitting.

Dimensions of the studied material. Five specimens measured: L 42 [48] 55 µm; PL 19 [22] 25 µm.

Remarks. *Florentinia laciniata* differs from *Florentinia ferox* in having longer and broader, deeply furcated, processes. *Florentinia buspina* (DAVEY & VERDIER, 1976) DUXBURY, 1980 can be distinguished from *Florentinia laciniata* in having more than one process per reflected plate. The present specimens show the same overall morphology than the type material described by DAVEY & VERDIER (1973), but the length of the processes of the Spanish material is smaller (22 µm in contrast to 26–49 µm for the type material).

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996; DODSWORTH, 2000), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SKUPIEN, 1999), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993), north of Africa (BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & VERDIER, 1976; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; JARVIS *et al.*, 1988a; DODSWORTH, 2000), Bohemian Basin (ŽITTT *et al.*, 1997), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (LEEREVELD, 1997b), Albian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008), Turonian (PEYROT *et al.*, 2008).

Occurrence within the studied material. Puente de (16 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (1 specimen): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Florentinia mantellii (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973

Plate 2, Fig. 5

Selected synonymy :

1966b *Hystrichosphaeridium mantellii* DAVEY & WILLIAMS, p. 66, pl. 6, fig. 6.

1969a *Hystrichosphaeridium mantellii* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 145, pl. 4, fig. 9.

1973 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER, p. 191, pl. 1, figs. 1, 4, 7; pl. 4, figs. 1, 3.

1975 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; VERDIER, p. 194.

1976 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 317.

1979 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DAVEY, p. 554.

- 1979 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; FAUCONNIER, p. 16.
- 1980 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 139, figs. 4a-b.
- 1980 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MORON, p. 251, pl. 18, fig. 8.
- 1982 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BELOW, p. 8-9, pl. 4, figs. 2-3.
- 1982 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1984 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BELOW, p. 634, pl. 4, fig. 2.
- 1984 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MASURE, p. 95.
- 1985 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BATTEN & UWINS, pl. 65, fig. 1.
- 1986 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
- 1988 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1988 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.20.
- 1988 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 226, pl. 36, fig. 4, pl. 41, figs. 1-2.
- 1990 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1990 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335, pl. 4, fig. 2.
- 1990 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PRÖSSL, p. 137.
- 1990 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SVOBODOVÁ, p. 295, pl. 3, fig. 2.
- 1992 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; COSTA & DAVEY, fig. 3.8.
- 1992 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DUANE, p. 109, pl. 9, fig. 4.
- 1992 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 190, pl. 12, figs. 7-8; pl. 13, figs. 1-3.
- 1993 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BEGOUEN, pl. 4, fig. 5.
- 1994 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994a *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
- 1994b *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 20.
- 1995 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 103.
- 1995 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24.
- 1996 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DODSWORTH, p. 60.
- 1996 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LI & HABIB, p. 22.
- 1996 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 65.
- 1997b *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LEEREVELD, p. 442.
- 1998 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 266, pl. 1, figs. 8-9.
- 1998 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
- 1999 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 1999 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 2000 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DODSWORTH, p. 74, 76.
- 2000 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEARCE, p. 116.
- 2002 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; IBRAHIM, p. 778.
- 2002 *Florentinia cf. mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; IBRAHIM, p. 778, pl. 9k.
- 2003 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2005 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
- 2008 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132.
- 2008 *Florentinia cf. deanei* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132.
- 2009 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
- 2010 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Spherical to sub-spherical central body composed of thin endophragm and granular or finely reticulate periphragm. Periphragm of processes slightly fibrous. Processes predominantly simple, tubiform, buccinate or bulbous, open distally with digitate or foliate margin. Occasionally narrow, solid, closed processes occur. Number of processes 26 or less, one

process per plate area. Apical archaeopyle usually present.” (DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 66)

Dimensions of the type. L 41 µm; W 42 µm; PL 13–21 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, chorate, acavate. Antapical, pre- and postcingular processes distinctly larger than the cingular, sulcal and apical processes. Processes arising from a distinctive single mesotabular base. Precingular archaeopyle of type P_3 , or, more rarely, combination archaeopyle of type $4A+P_3$, or $(4A)@+P_3$. Operculum free or apical plates showing only incipient splitting.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: L 43 [44] 45 µm; PL 13 [18] 21 µm; process diameter 4.5 [4.7] 4.9 µm.

Remarks. *Florentinia mantellii* differs from *Florentinia deanei* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973 in being smaller and having furcate rather than lagenate processes. The specimens recorded in the studied sections are larger than those of the type material. Despite its intermediate size, the present material was preferentially assigned to *Florentinia mantellii* because of the furcate-buccinate termination of the processes. *Florentinia stellata* (MAIER, 1959) BELOW, 1982 differs from *Florentinia mantellii* in being larger (62 µm rather than 41–42 µm) and having longer processes (34–38 µm rather than 13–21 µm).

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966b; DAVEY, 1969a; VERDIER, 1975; DAVEY & VERDIER, 1976; FAUCONNIER, 1979; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), (DAVEY & VERDIER, 1973), Western Interior Basin (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1982, 1984; UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (DAVEY, 1969a; DAVEY & VERDIER, 1976; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1994b; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1990; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000) and the north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986; LEEREVELD, 1997b), Aptian-Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; MORON, 1981; MASURE, 1984; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999) and Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de (16 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (20 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (31 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (10 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Florentinia radiculata (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973

Plate 2, Fig. 6

Selected synonymy :

- 1966b *Hystrichosphaeridium radiculatum* DAVEY & WILLIAMS, p. 65, pl. 7, fig. 9; pl. 8, fig. 6.
 1969a *Hystrichosphaeridium radiculatum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 144, pl. 4, fig. 8.
 1973 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER, p. 191, pl. 4, fig. 7.
 1976 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 318, pl. 1, figs. 7-12.
 1979 *Coronifera kaiseri* ASHRAF, p. 139-140, pl. 8, figs. 7-8.
 1979 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DAVEY, p. 554.
 1979 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; FAUCONNIER, p. 16.
 1980 *Florentinia* cf. *radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU, FOUCHER, LECOQ & MORON, p. 139, figs. 4 e-d.
 1980 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNski, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1981 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; HASENBOEHLER, p. 138, pl. 25, fig. 3.
 1982 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
 1982 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; ROBASZYNski, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1984 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BELOW, p. 634, pl. 4, fig. 3.
 1984 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MASURE, p. 95.
 1985 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BATTEN & UWINS, pl. 63, fig. 4, pl. 65, fig. 2.
 1988 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988a *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 227.
 1990 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1990 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
 1990 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PRÖSSL, p. 138.
 1992 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 190, pl. 13, figs. 4-10.
 1993 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BEGOUEN, pl. 4, fig. 6.
 1994a *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1995 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25, pl. 7, fig. 17.
 1996 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1997b *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LEEREVELD, p. 442, fig. 10c.
 1998 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 266, pl. 4, fig. 11.
 1999 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; MAHMOUD & MOAWAD, p. 406.
 2000 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEARCE, p. 116.
 2002 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; IBRAHIM, p. 778.
 2003 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2009 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.3.
 2011 *Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Spherical to sub-spherical central body composed of reticulate endophragm and fibrous periphragm. Processes, approximately 30 in number, composed of periphragm, fibrous, mainly hollow and open distally, simple tubiform or dividing into 2 or 3 sub-parallel branches. Processes expanding slightly distally, extremities of processes entire or denticulate." (DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 66)

Dimensions of the type. L 36 µm; W 37 µm; PL 13–17 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, spheroidal, proximochorate to chorate, acavate. Processes, contabular, distally flared. Pre- and postcingular processes, medially trifurcate, distinctly larger than the cingular, sulcal, antapical and apical processes. Some specimens show pre- and postcingular compound processes with multiple endings arising from a single mesotabular base. Combination archaeopyle involving one precingular plate and all the apical plates of type $4A+P_3$, or $(4A)@+P_3$.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 35 μm ; PL 12 μm .

Remarks. *Florentinia radiculata* differs from *Florentinia clavigera*, *Florentinia ferox* and *Florentinia laciniata* in having open distally processes. *Florentinia cooksoniae*, *Florentinia mantellii* and *Florentinia deanei* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973 show usually one process per reflected plate. The specimens referred to as "Dinocyst A" in the present study differs from *Florentinia radiculata* in lacking a clear paratabular insertion of the processes.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966b; DAVEY, 1969a; DAVEY & VERDIER, 1976; FAUCONNIER, 1979; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2000; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & VERDIER, 1976; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Western Interior Seaway (DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Hauterivian–Barremian (LEEREVELD, 1997b), Aptian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Albion (DAVEY, 1979; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; MASURE, 1984; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de (8 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciatus* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Fuentetoba (8 specimens): *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (4 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Genus *Kallosphaeridium* DE CONINCK, 1969 emend. JAN DU CHÊNE, STOVER & DE CONINCK, 1985

Type. *Kallosphaeridium brevibarbatum* DE CONINCK, 1969, p. 44–45, pl. 13, figs. 14–15.

Kallosphaeridium? ringnesiorum (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987
Plate 2, Figs. 7–8

Selected synonymy :

1964 *Canningia ringnesiorum* MANUM & COOKSON, p. 15, pl. 2, fig. 10.

1978 *Canningia? ringnesiorum* MANUM & COOKSON, STOVER & EVITT, p. 25.

1979 *Canningia ringnesii* MANUM & COOKSON; DAVEY, p. 553, pl. 2, fig. 4.

- 1980 *Batiacasphaera ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) DÖRHÖFER & DAVIES, p. 40.
 1980 *Chytroeisphaeridia ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) MORGAN, p. 19
 1981 *Canningia ringnesiorum* MANUM & COOKSON; BELOW, p. 33.
 1984 *Canningia ringnesiorum* MANUM & COOKSON; BELOW, p. 633.
 1985 *Canningia? ringnesiorum* MANUM & COOKSON; FAUCONNIER, p. 657.
 1987 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY, p. 324-325.
 1987 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS, p. 151, pl. 9.2, fig. 3 (illegitimate combination).
 ? 1987 *Kallosphaeridium* sp. B, TOCHER & JARVIS, p. 158, pl. 9.2, fig. 5.
 1988 *Chytroeisphaeridia ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) MORGAN; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.11.
 1988 *Canningia ringnesiorum* MANUM & COOKSON; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 ? 1988a *Kallosphaeridium* sp. B; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 ? 1988b *Kallosphaeridium* sp. B; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
 1988b *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 25, figs. c, d, l.
 1991 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 5, fig. 11.
 1992 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; DUANE, p. 120, pl. 11, fig. 1.
 1993 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; COURTINAT, p. 253.
 1994a *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 7.
 1995 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 9.
 1996 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; DODSWORTH, p. 60.
 1998 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; MAO & LAMOLDA, p. 264, pl. 3, fig. 12.
 1999 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) TOCHER & JARVIS; DOSWORTH, p. 76.
 2000 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; PEARCE, p. 117, pl. 9, fig. 1.
 ? 2000 *Kallosphaeridium* sp. B in TOCHER & JARVIS; PEARCE, p. 117, pl. 9, fig. 2.
 2003 *Kallosphaeridium ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300, pl. 2, fig. 1.
 ? 2003 *Kallosphaeridium* sp. B in TOCHER & JARVIS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300, pl. 2, fig. 1.
 2009 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 ? 2009 *Kallosphaeridium* sp. B in TOCHER & JARVIS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON) HELBY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 12a-12b.

Original description. "Shell almost circular, sometimes slightly broader than long, with or without a slight apical projection. Archeopyle apical, formed by the rupture of the shell along a more or less straight line a short distance behind the apex, sometimes small V-shaped notches can be observed along the edge. Wall thin, in surface view with a finely dotted pattern, in optical section the ornament is seen to be composed of somewhat clubshaped elements c. 1.0 μm long." (MANUM & COOKSON, 1964, p. 14)

Dimensions of the type. L 92 μm ; W 93 μm .

Material of the original description. Campanian–Maastrichtian, Arctic Canada.

Description of the studied material. Sub-spheroidal cysts, often observed folded, acavate. Surface atabulate, smooth or with reduced non-tabular ornamentation. Combination archaeopyle involving all climactal plates, operculum adnate, sometimes lacking.

Dimensions of the studied material. Five specimens measured: L 57 [64] 67 μm ; W 54 [57] 61 μm .

Remarks. *Kallosphaeridium? ringnesiorum* differs from *Kallosphaeridium coninckii* (BURGER, 1980) BURGER, 1980 in lacking the 2-6 µm long hairlike spines, which are characteristic of the latter (BURGER, 1980a, 1980b). *Kallosphaeridium granulatum* (NORVICK, 1976) STOVER & EVITT, 1978 and *Kallosphaeridium? romaense* (BURGER, 1980) BURGER, 1980 have a more pronounced and complex ornamentation than *Kallosphaeridium? ringnesiorum*. Some specimens with ornamentation similar to the specimens described as *Kallosphaeridium* sp. B by TOCHER & JARVIS (1987) were also observed and are treated herein as *Kallosphaeridium? ringnesiorum*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (JARVIS *et al.*, 1988b; DUANE, 1992; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995; DOSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north of Africa (BELOW, 1981, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (TOCHER & JARVIS, 1987, 1995; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988).

Previous records in the Iberian Peninsula. Late Aptian (DAVEY, 1979), Albian (DAVEY, 1979; HASENBOEHLER, 1981), Cenomanian and Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (48 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (98 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (94 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (43 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

aff. *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1989
Plate 2, Figs. 7–8

Selected synonymy for Kallosphaeridium helbyi :

- 1964 *Canningia minor* COOKSON & HUGHES, p. 43, pl. 8, figs. 1-3, 5.
- 1978 *Canningia? minor* COOKSON & HUGHES; STOVER & EVITT, p. 25
- 1979a *Canningia? minor* COOKSON & HUGHES; FOUCHER, p. 194.
- 1979 *Canningia minor* COOKSON & HUGHES; DAVEY, p. 553
- 1980 *Chytroesphaeridia minor* (COOKSON & HUGHES) MORGAN, p. 19.
- 1980 *Batiacasphaera minor* (COOKSON & HUGHES) DÖRHÖFER & DAVIES, 1980, p. 40.
- 1987 *Kallosphaeridium? minus* (COOKSON & HUGHES) HELBY, p. 324-325. (illegitimate combination).
- 1988 *Chytroesphaeridia minor* (COOKSON & HUGHES) MORGAN; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.18.
- 1989 *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS, p. 206 (substitute name).
- 1995 *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS; FECHNER, p. 134.
- 1998 *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 285, pl. 2, fig. 19.
- 1998 *Canningia minor* COOKSON & HUGHES; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 97.
- 1999 *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 2010 aff. *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 aff. *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES) LENTIN & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Shell almost circular in outline, in well preserved examples slightly longer than broad, opening by the removal of an apical segment along a zig-zag line, the freed edge of the shell showing notches at intervals; apex with or without a short prominence, antapex usually

unindented. Girdle absent; wall c. 1 μm thick, surface scabrate." (COOKSON & HUGHES, 1964, p. 43)

Dimensions of the type. L 70 μm ; W 73 μm .

Material of the original description. Late Albian–Early Cenomanian, England.

Description of the studied material. Proximate cysts, with spheroidal central body, an apical archaeopyle and an operculum, adnate, showing angular edges.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: W 25 [31] 42 μm ; L 37 [44] 55 μm .

Remarks. *Kallosphaeridium? helbyi* differs from *Kallosphaeridium? spongiosum* BATTEN & LISTER, 1988 in being more clearly scabrate, the latter showing a more variable scabrate to spongy ornamentation. The present material cannot be attributed without doubts to *Kallosphaeridium? helbyi* since the precise morphology of the operculum remains uncertain.

Previous records in Cenomanian–Turonian material. *Kallosphaeridium? helbyi* has been recorded in the Cenomanian from the Anglo-Paris Basin (COOKSON & HUGHES, 1964; FOUCHER, 1979a), the Bohemian Basin (ŽITTT *et al.*, 1998) and from the German Basin (FECHNER, 1995). SWEET & MCINTYRE (1988) described it in Turonian material from Canada.

Previous records in the Iberian Peninsula. DAVEY (1979) registered *Kallosphaeridium? helbyi* in lower Aptian–upper Albian borehole material from Bay of Biscay, N Spain. In their study of Cenomanian–Turonian material from Ganuza, MAO & LAMOLDA (1998) and LAMOLDA & MAO (1999) did not precise the exact stratigraphical position of the specimens described as *Kallosphaeridium? helbyi*.

Occurrence within the studied material. Specimens referred to as aff. *Kallosphaeridium? helbyi* have been recorded at Puente de (12 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; at Condemios (18 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Subfamily **Gonyaulacoideae** (Autonym)

Genus *Achomosphaera* EVITT, 1963

Type. *Hystriospheridium ramuliferum* DEFLANDRE, 1937, p. 74, pl. 14, figs. 5-6; pl. 17, fig. 10 (basonym).

Achomosphaera sagera DAVEY & WILLIAMS, 1966
Plate 3, Fig. 6

Selected synonymy :

1966a *Achomosphaera sagera* DAVEY & WILLIAMS, p. 51, pl. 2, figs. 1-2.

1967 *Achomosphaera reticulata* CLARKE & VERDIER, p. 41-42, pl. 8, figs. 2-3; text-fig. 16.

1969a *Achomosphaera reticulata* CLARKE & VERDIER; DAVEY, p. 175.

1973 *Achomosphaera sagera* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 179.

1975 *Achomosphaera sagera* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 7, pl. 1, figs. 1-3.

1976 *Achomosphaera* cf. *sagera* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 6

1979 *Achomosphaera sagera* DAVEY & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 13.

- 1979a *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1982 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1984 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; BELOW, p. 633, pl. 1, fig. 2.
 1984 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; MASURE, p. 95.
 1985 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; FECHNER, p. 114, pl. 4, fig. 5.
 1987 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1988a *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 698, pl. 7, fig. 1.
 1988 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 40, fig. 20.
 1990 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 9.
 1992 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; DUANE, p. 72, pl. 1, figs. 9-10.
 1992 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 164, pl. 1, figs. 6-8.
 1993 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721, fig. 9j.
 1994b *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 20.
 1995 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 765.
 1996 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 64.
 1997 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; ŽIT, NEKVASILOVÁ, BOSÁK, SVOBODOVÁ, STEMPROKOVÁ-JIROVÁ & STASSTNY, p. 144.
 1998 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 268, pl. 1, figs. 10.
 1998 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1999 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 74, 76, pl. 1, fig. 5.
 2000 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, p. 118, pl. 1, fig. 6.
 2009 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Achomosphaera sageri* DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Wall of central body extremely thick, apparently composed of columnar elements, surface coarsely reticulate. Closed gonol processes hollow, trifurcate with bifurcate extremities and commonly possessing reticulate base. Processes sometimes branched, branching mainly confined to cingular zone. Characteristically shaped precingular archaeopyle often present." (DAVEY & WILLIAMS, 1966a, p. 51)

Dimensions of the type. Diameter 48 µm; PL up to 20 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Chorate gonyaulacoid cysts with a spheroidal to ovoidal central body. Processes hollow to solid, gonol or sutural, and distally bi- or trifurcated. Autophragm coarsely reticulate. Absence of distal interconnections and proximal sutural ridges between the processes. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 41 µm; PL 14 µm.

Remarks. *Achomosphaera sageri* differs from *Achomosphaera ramulifera* (DEFLANDRE, 1937) EVITT, 1963 in having a thicker, coarsely reticulate autophragm. *Spiniferites ramosus reticulatus* shows also a reticulate wall but has processes related proximally by sutural ridges.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966a; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; FAUCONIER, 1979; FOUCHER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; TOCHER & JARVIS, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (ŽITT *et al.*, 1997), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1976, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (ŽITT *et al.*, 1997; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998) and the Western Interior Basin (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (MASURE, 1984; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de (1 specimen): *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (3 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaaasi* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (2 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Spiniferites* MANTELL, 1850 emend. SARJEANT, 1970

Type. *Xanthidium ramosum* EHRENBURG, 1838, pl. 1, figs. 1-2, 5 (basionym).

Spiniferites ramosus (EHRENBURG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subspecies *ramosus* (autonym)
Plate 3, Figs. 7–8

Selected synonymy :

- 1838 *Xanthidium ramosum* EHRENBURG, pl. 1, figs. 1-2, 5.
- 1838 *Xanthidium furcatum* EHRENBURG, pl. 1, figs. 12, 14.
- 1854 *Spiniferites ramosus* (EHRENBURG) MANTELL, p. 239.
- 1895 *Geodia? tripunctata* MERRILL, p. 16; text-fig. 15.
- 1931 *Ovum hispidum* subsp. *ramosum* (EHRENBURG) EISENACK, p. 112 (not validly published).
- 1933a *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) WETZEL, p. 34 (not validly published).
- 1933a *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBURG) WETZEL, p. 35 (not validly published).
- 1937 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBURG) DEFLANDRE, p. 64.
- 1937 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) DEFLANDRE, p. 61.
- 1938 *Bion ramosum* (EHRENBURG) EISENACK, p. 243.
- 1952 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) WETZEL; FIRTON, p. 155, pl. 8, fig. 3.
- 1959 *Areoligera birama* MAIER, p. 304, pl. 29, fig. 2.
- 1959 *Galea korykos* MAIER, p. 310-311, pl. 30, figs. 7-8.
- 1959 *Hystrichosphaeridium echinoides* MAIER, p. 318-319, pl. 32, figs. 5-6.
- 1963 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) DEFLANDRE; GÓRKA, p. 45, pl. 4, figs. 1-2; text-figs. 5.1-5.2.
- 1963 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBURG) DEFLANDRE; GÓRKA, p. 48, pl. 6, figs. 3-7; text-figs. 5.4-5.5.
- 1964 *Baltisphaeridium korykos* (MAIER) SARJEANT, p. 176.
- 1964 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) WETZEL; SERPAGLI, p. 97, pl. 18, figs. 5-6.
- 1964 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBURG) WETZEL; SERPAGLI, p. 98, pl. 18, fig. 7.
- 1964 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBURG) WETZEL; COOKSON & HUGHES, p. 45, pl. 9, figs. 1-2.
- 1964 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBURG) WETZEL; COOKSON & HUGHES, p. 45, pl. 9, figs. 4-5.
- 1965 *Ovum hispidum* subsp. *furcatum* (EHRENBURG) DOWNIE & SARJEANT, p. 174.
- 1965 *Baltisphaeridium echinoides* (MAIER) DOWNIE & SARJEANT, p. 90.
- 1966a *Hystrichosphaera ramosa* var. *ramosa* (EHRENBURG) DEFLANDRE ex DAVEY & WILLIAMS, p. 32, pl. 1, figs. 1, 6; pl. 3,

fig. 1; text-fig. 8 (lectotype designation).

- 1966 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL ex LOEBLICH & LOEBLICH, p. 56-57.
 1967 *Hystrichosphaera furcata* (EHRENBERG) WETZEL; CLARKE & VERDIER, p. 48, pl. 8, figs. 12-13.
 1967 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBERG) WETZEL; CLARKE & VERDIER, p. 48, pl. 16, figs. 6-7.
 1967 *Hystrichosphaera* cf. *furcata* (EHRENBERG) WETZEL; DEÁK & COMBAZ, p. 86, pl. 5, fig. 4.
 1969a *Hystrichosphaera ramosa* var. *ramosa* (EHRENBERG) DEFLANDRE ex DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 172, pl. 10, figs. 1, 2, 5.
 1969 *Cleistosphaeridium echinoides* (MAIER) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 15.
 1970 *Spiniferites ramosus* EHRENBERG emend. SARJEANT, p. 76.
 1973 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) SARJEANT; DAVEY & VERDIER, p. 179.
 1973 *Spiniferites furcatus* (EHRENBERG) LENTIN & WILLIAMS, p. 128.
 1973 *Chiropteridium korykos* (MAIER) LENTIN & WILLIAMS, p. 25.
 1974 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBERG) WETZEL; FOUCHER, p. 123.
 1974 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FOUCHER, p. 9.
 1975 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 7.
 1975 *Hystrichosphaera ramosa* (EHRENBERG) DEFLANDRE; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.
 1975 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; VERDIER, p. 194.
 1975 *Hystrichosphaeridium korykos* (MAIER) EISENACK & KJELLSTRÖM, p. 225.
 1979 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) SARJEANT; DAVEY, p. 554.
 1979 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FAUCONNIER, p. 20.
 1979a *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, 139, figs. 2e, 6e.
 1980 *Spiniferites* cf. *ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; HERNGREEN, p. 26, pl. 1, fig. 10.
 1980 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; HASENBOEHLER, p. 141, pl. 27, fig. 2.
 1981 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; MORON, p. 253, pl. 20, fig. 12.
 1981 *Homotryblum distinctum* SALUJHA & KINDRA, p. 51, pl. 2, figs. 45-46.
 1982 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
 1982 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1981 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 654.
 1984 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BELOW, p. 635.
 1985 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FAUCONNIER, p. 657-658.
 1985 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FECHNER, p. 115.
 1987 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; TOCHER & JARVIS, p. 166.
 1988 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; SWEET & MCINTYRE, fig. 12.
 1988 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1988a *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1989 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; AURISANO, p. 153, pl. 5, fig. 7.
 1990 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1990 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; SVOBODOVÁ, p. 294.
 1991 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 4, fig. 9.
 1991 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; PRÖSSL, p. 140, pl. 16, fig. 9.
 1992 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; DUANE, p. 158-159, pl. 20, figs. 5-8.
 1992 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; SRIVASTAVA, p. 224, pl. 27, figs. 6-10.
 1993 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BEGOUEN, pl. 5, fig. 1.
 1993 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722, fig. 9k.
 1994a *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; TOCHER & JARVIS, p. 22.
 1995 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FECHNER, p. 134, pl. 3, fig. 8.
 1995 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FITZPATRICK, p. 765.
 1995 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24, pl. 8, fig. 9.
 1995 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; TOCHER & JARVIS, p. 104.
 1996 *Spiniferites ramosus* var. *ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; TOCHER & JARVIS, p. 65.

- 1997 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; SVOBODOVÁ, p. 143, pl. 1, fig. 9.
 1998 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; MAO & LAMOLDA, p. 268, pl. 1, fig. 6.
 1999 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; SKUPIEN, p. 7.
 2000 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; PEARCE, p. 122, pl. 16, fig. 6.
 2002 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; MAHMOUD & MOAWAD, p. 136.
 2003 *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2005 aff. *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
 2006 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69.
 2008 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 5, fig. 9.
 2009 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 60, pl. 10, fig. 1.
 2009 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.4.
 2010 *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÁ OCETE, p. 312, fig. 4.8.
 2010 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÁ OCETE, p. 312, fig. 4.9.
 2011 *Spiniferites ramosus ramosus* (EHRENBERG) MANTELL; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, fig. 11b.

Emended diagnosis. “A variety of *H. ramosa* [*al. Spiniferites ramosus*] possessing an ovoidal central body bearing gonial and occasionally a small number of sutural processes. Gonial processes triangular in cross section, sutural processes teniate. Distally the processes are trifurcate or bifurcate often with bifid terminations, tapering to subconical in shape and sometimes branched. Sutural crests between processes proximal. Tabulation typical for the genus.” (DAVEY & WILLIAMS, 1966a, p. 33)

Dimensions of the type. L 48 µm; W 42 µm; PL 13–25 µm.

Material of the original description. Upper Cretaceous, Germany.

Description of the studied material. Chorate gonyaulacoid cysts with a spheroidal to ovoidal central body. Processes hollow to solid, gonial or sutural, and distally bi- or trifurcated. Autophragm smooth. Sutural ridges connect the process bases. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L 35 [42] 49 µm; PL 9 [16] 22 µm.

Remarks. *Spiniferites ramosus ramosus* differs from *Spiniferites lenzii* BELOW, 1982 in having longer processes (13–25 µm rather than 8–12 µm). *Spiniferites twistringiensis* also show processes of reduced size (up to 14 µm for the specimens referred to as *Spiniferites ramosus multibrevis* from the English material described by DAVEY & WILLIAMS, 1966a). Specimens showing the morphological characteristics of *Achomosphaera ramulifera* were not recorded in the Spanish material. However, specimens with processes with broader bases, which did not clearly interconnect, were observed. These forms were assigned to *Spiniferites*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (FIRTION, 1952; COOKSON & HUGHES, 1964; DAVEY & WILLIAMS, 1966a; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER &

JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Bohemian Basin (GÓRKA, 1963; SVOBODOVÁ, 1997; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999; ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (DEÁK & COMBAZ, 1967; AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; FOUCHER & ROBASYNSKI, 1977; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; JARVIS *et al.*, 1988a; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), bohemian and adjacent basins (GÓRKA, 1963; SVOBODOVÁ, 1990; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITT *et al.*, 2006), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989); Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (BELOW, 1984; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Aptian (DAVEY, 1969), Albian (DAVEY, 1969; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HERNGREEN, 1980; HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010).

Additionally, RIEGEL (1974) reported specimens of *Spiniferites* referred to as “*Hystrichosphaera*-group” in material from south Spain of probable Senonian age. Recently, LEEREVELD (1997a, b) indicated the presence of *Spiniferites* spp. in Spanish material from the Río Argos as old as Valanginian.

Occurrence within the studied material. Puente de Y (2218 specimens): *Eucalycoceras rowei* Zone to ?*Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (635 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciatus* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (1991 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (547 specimens), *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Spiniferites sp. cf. *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subspecies *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1973

Plate 3, Fig. 9

Selected synonymy for Spiniferites ramosus subsp. reticulatus :

1966a *Hystrichosphaera ramosa* var. *reticulata* DAVEY & WILLIAMS, p. 38, pl. 1, figs. 2-3.

1969a *Hystrichosphaera ramosa* var. *reticulata* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY p. 173.

1970 *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS), SARJEANT, text-fig. 5.

1971 *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER, p. 34.

1973 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS, p. 130.

1979 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DAVEY, p. 554, pl. 7, figs. 8-11.

1979 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 20, pl. 10, figs. 8-9.

1979a *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.

1982 *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO,

BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1984 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; BELOW, p. 635.
 1987 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 166.
 1990 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1992 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DUANE, p. 160, pl. 21, figs. 1-2.
 1994 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
 1994b *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 22.
 1995 *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 765.
 1996 *Spiniferites ramosus* var. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 2000 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, p. 122, pl. 16, fig. 7.
 2003 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2009 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRIGUEZ-LÁZARO, p. 71.

Original diagnosis. "A variety of *H. ramosa* Ehrenberg [*al. Spiniferites ramosus*] with central body composed of thin smooth endophragm and reticulate periphragm. Gonal and occasionally sutural processes triangular, teniate or subconical. Gonal processes trifurcate and suturals bifurcate, both types usually terminating distally with small bifurcations. Crests commonly reticulate, proximal, except when they extend along processes." (DAVEY & WILLIAMS, 1966a, p. 38)

Dimensions of the type. L 36 µm; W 42 µm; PL up to 14 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Chorate gonyaulacoid cysts with a spheroidal to ovoidal central body. Processes gonal or sutural, and distally furcated. Autophragm slightly and irregularly reticulate. Sutural ridges connect the process bases. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 37; PL 6 µm.

Remarks. The reticulation of the specimens herein described as *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* is irregular. This morphological characteristic differentiates the Spanish specimens from the type material (DAVEY & WILLIAMS, 1966) but could be related to poor preservation.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966a; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNLSI *et al.*, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1979; TOCHER & JARVIS, 1987; 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. Aptian–Albian material from the Bay of Biscay (DAVEY, 1979).

Occurrence within the studied material. *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus* has only been recorded in the *Metoicoceras geslinianum* Zone from Puente de (3 specimens).

Spiniferites twistringiensis (MAIER, 1959) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL, 1990

Plate 3, Figs. 10–11

Selected synonymy :

- 1959 *Galea twistringiensis* MAIER, p. 308-309, pl. 30, figs. 3-4.
 1964 *Baltisphaeridium twistringiense* (MAIER) SARJEANT, p. 176.
 1966a *Hystriosphera ramosa* var. *multibrevis* DAVEY & WILLIAMS, p. 35-36, pl. 1, fig. 4; pl. 4, fig. 6; text-fig. 9.
 1969a *Hystriosphera ramosa* var. *multibrevis* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 173, pl. 10, figs. 3-4.
 1969 *Areoligera twistringiensis* (MAIER) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 15.
 1970 *Achomosphaera cambra* SAH, KAR & SINGH, p. 144, pl. 1, fig. 3.
 1971 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) DAVEY & VERDIER, p. 33.
 1973 *Spiniferites ramosus* subsp. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS, p. 130.
 1978 *Spiniferites cambus* (SAH, KAR & SINGH) STOVER & EVITT, p. 190.
 1979 *Spiniferites ramosus* subsp. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
 1979a *Spiniferites ramosus multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, 139, figs. 2d, 6g.
 1980 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; HASENBOEHLER, p. 141, pl. 27, fig. 1.
 1981 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; MORON, p. 253, pl. 20, fig. 17.
 1982 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
 1982 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW, p. 35.
 1982 *Spiniferites ramosus* var. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1984 *Spiniferites multibrevis* subsp. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; BELOW, p. 635, pl. 9, fig. 13.
 1985 *Spiniferites ramosus* subsp. *multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; BATTEN & UWINS, pl. 63, fig. 3.
 1985 *Spiniferites ramosus* subsp. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FECHNER, p. 115, pl. 4, fig. 3.
 1986 *Spiniferites ramosus* subsp. *multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; ASHRAF & ERBEN, p. 146, pl. 12, fig. 1.
 1986 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
 1987 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 166, pl. 9.3, fig. 11.
 1988 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1989 *Spiniferites ramosus multibrevis* (EHRENBERG) LOEBLICH & LOEBLICH; AURISANO, p. 153.
 1990 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL, p. 639.
 1991 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 3, fig. 2.
 1992 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; DUANE, p. 155-156, pl. 20, figs. 3-4.
 1993 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; COURTINAT, p. 253.
 1992 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 223-224, pl. 27, figs. 1-5.
 1994 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
 1994a *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 2, fig. 12.
 1995 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; FECHNER, p. 134.
 1995 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; FITZPATRICK, p. 765.
 1995 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; TOCHER & JARVIS, p. 104.
 1996 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; TOCHER & JARVIS, p. 65, pl. 2, fig. 8.
 1998 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 268, pl. 1, figs. 2-3.
 1999 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Spiniferites multibrevis* (DAVEY & WILLIAMS) BELOW; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; PEARCE, p. 122, pl. 16, fig. 9.
 2003 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2003 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
 2009 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.5.
 2011 *Spiniferites twistringiensis* (MAIER) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Ein Art der Gattung *Galea* [*pro parte Spiniferites*] mit folgenden besonderen Merkmalen: die glatte Kapsel trägt distal ausgeweitete und einfach zerteilte Fortsätze.” (MAIER, 1959, p. 309)

Dimensions of the type. L 56 µm; PL not specified in the original diagnosis.

Material of the original description. Oligocene–Miocene, Germany.

Description of the studied material. Chorate gonyaulacoid cysts with a spheroidal to subspheroidal central body. Processes hollow to solid, gonol or sutural, and distally furcated with a length inferior to 15 µm. Autophragm smooth. Sutural ridges connect the process bases. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Ten specimens measured: W 32 [43] 50 µm; PL 6 [8] 12 µm.

Remarks. *Spiniferites twistringiensis* differs from *Spiniferites ramosus* in having processes of reduced sizes (up to 14 µm for the specimens referred to as *Hystichosphaera ramosa* var. *multibrevis* by DAVEY & WILLIAMS rather than 13–25 µm for *Spiniferites ramosus* subsp. *ramosus*). The processes of *Spiniferites lenzii* BELOW, 1982 are connected by distinct sutural crests.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966a; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Vocontian Basin (FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989).

Previous records in the Iberian Peninsula. Hauterivian–late Barremian/early Aptian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Aptian (DAVEY, 1979), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999), Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999) and Campanian/Maastrichtian? (ASHRAF & ERBEN, 1986).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (206 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (19 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (100 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Tamajón (58 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Genus *Pterodinium* EISENACK, 1958

Type. *Pterodinium aliferum* EISENACK, 1958, p. 395–396, pl. 24, fig. 6, text-fig. 6.

Pterodinium cingulatum (WETZEL, 1933) BELOW, 1981 subspecies *cingulatum* (autonym)

Plate 4, Figs. 1–2, 4–5

Selected synonymy :

- 1933a *Cymatiosphaera cingulatum* WETZEL, p.28, pl.4, fig. 10.
 1954 *Hystrichosphaera cingulata* (WETZEL) DEFLANDRE, p. 258-259 (invalid combination).
 1955 *Hystrichosphaera cingulata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON, p. 267, pl. 6, figs. 4-5.
 1963 *Hystrichosphaera cingulata* (WETZEL) DEFLANDRE; GÓRKA, p. 51, pl. 6, figs. 8-10.
 1966a *Hystrichosphaera cingulata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; DAVEY & WILLIAMS, p. 38, pl. 1, fig. 9.
 1967 *Hystrichosphaera cingulata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON var. *cingulata*, CLARKE & VERDIER, p. 45, pl. 8, figs. 9-10.
 1969a *Hystrichosphaera cingulata* var. *cingulata* CLARKE & VERDIER; DAVEY, p. 173.
 1970 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT, p. 76.
 1973 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON subsp. *cingulatus* LENTIN & WILLIAMS, p. 127.
 1973 *Spiniferites cingulatus cingulatus* LENTIN & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 179.
 1975 *Spiniferites cingulatus* subsp. *cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6.
 1975 *Spiniferites cingulatus* subsp. *cingulatus* LENTIN & WILLIAMS; VERDIER, p. 194.
 1976 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; FOUCHER, p. 9, pl. 5, figs. 4-6.
 1978 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT subsp. *cingulatus* (WETZEL) LENTIN & WILLIAMS; HERNGREEN, p. 278, pl. 1, fig. 8.
 1978 *Spiniferites? cingulatus* (WETZEL) STOVER & EVITT, p. 190.
 1977 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; FOUCHER & ROBASYNSKI, p. 27.
 1978 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; WILLIAMS, p. 790.
 1979 *Spiniferites cingulatus* subsp. *cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; DAVEY, p. 554.
 1979 *Spiniferites? cingulatus* subsp. *cingulatus* (WETZEL) LENTIN & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 20.
 1979a *Spiniferites? cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Spiniferites? cingulatus* var. *cingulatus* (WETZEL) LENTIN & WILLIAMS; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW, p. 114, pl. 9, figs. 10, 12, 13, 15; text-fig. 74-75.
 1982 *Spiniferites? cingulatus* var. *cingulatus* (WETZEL) LENTIN & WILLIAMS; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1982 *Spiniferites? cf. cingulatus* var. *cingulatus* (WETZEL) LENTIN & WILLIAMS; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
 1984 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; BELOW, p. 634, pl. 9, fig. 5.
 1985 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; FAUCONNIER, p. 658.
 1985 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; FECHNER, p. 115, pl. 5, fig. 11.
 1987 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 165, pl. 9.2, fig. 12.
 1988 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; DRUGG & HABIB, p. 431.
 1988a *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988b *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 24, fig. b.
 1988 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1989 *Spiniferites cingulatus cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; AURISANO, p. 153.
 1990 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1991 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 3, fig. 5.
 1992 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; DUANE, p. 145-146, pl. 18, figs. 5-6.
 1992 *Spiniferites cingulatus* (WETZEL) SARJEANT; SRIVASTAVA, p. 223, pl. 25, figs. 6-8.
 1993 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
 1994b *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 2, fig. 3.
 1995 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; FECHNER, p. 134, pl. 2, fig. 2.
 1995 *Pterodinium cingulatum* var. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; FITZPATRICK, p. 765.
 1995 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25, pl. 8, fig. 4.
 1996 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Pterodinium cingulatum* var. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; LI & HABIB, p. 23.

- 1996 *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* (WETZEL) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 65, pl. 2, fig. 9.
 1998 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 266, pl. 8, fig. 3.
 1999 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; SKUPIEN, p. 7, pl. 1, fig. 2.
 2000 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; PEARCE, p. 119, pl. 13, fig. 6.
 2006 *Pterodinium cingulatum* (WETZEL) BELOW; ŽITT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69, fig. 20E.
 2009 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.11.
 2011 *Pterodinium cingulatum cingulatum* (WETZEL) BELOW; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Hülle rundoval bis polyedrisch im Umriss. Wenige helle, schmale Randmaschen um den meist dunkleren Rahmen des Mittelkörpers. In die Richtung der kurzen Achse projiziert, erscheint eine gürtelförmige Lücke oder eine langgestrecktes Feld, ähnlich der Quersfurche bei Peridineen." (WETZEL, 1933a, p. 28)

Dimensions of the type. Diameter 50 µm.

Material of the original description. Senonian, Germany.

Description of the studied material. Cysts with a spheroidal central body, proximochorate. Sutures marked by small crests with straight to convex and always smooth margins. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions. Five specimens measured: L 33 [42] 47 µm; W 24 [34] 39 µm; crest 2 [5] 10 µm.

Remarks. *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* differs from *Pterodinium cingulatum* subsp. *polygonale* (CLARKE & VERDIER, 1967) PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, 1994 in having a spheroidal central body rather than a polygonal one. *Pterodinium? pterotum* (COOKSON & EISENACK, 1958) PAVLISHINA, 1990 and *Pterodinium cingulatum* subsp. *cingulatum* are very comparable in terms of shape and sizes of central body and crests. However, according to the original diagnosis (COOKSON & EISENACK, 1958, p. 50), the former species shows crests with distinct serrate margins. Rare specimens with concave crests and reduced gonial sutural projections, similar to the material figured by TOCHER & JARVIS (1994b, pl. 2, fig. 3) were recorded. For these specimens, the lack of processes in sutural positions discarded an eventual assignment to *Spiniferites*.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (HERNGREEN, 1978), Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966a; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; TOCHER & JARVIS, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Bohemian Basin (GÓRKA, 1963; SKUPIEN, 1999), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (COURTINAT, 1993; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1976, 1979a; FOUCHER & ROBASZYNSKI, 1977; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS,

1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (ŽITTT *et al.*, 2006), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Aptian–Albian (DAVEY, 1979), Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (9 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone; Fuentetoba (1 specimen): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Subfamily **uncertain**

Genus *Cometodinium* DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939 emend. MONTEIL, 1991

Type. *Cometodinium obscurum* DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939, p. 99, pl. 2, fig. 1.

Cometodinium? sp.
Plate 3, Fig. 12

Synonymy:

2010 *Comeodinium?* sp.; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Comeodinium?* sp.; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Description and comments. The specimens questionably assigned to the genus *Cometodinium* have a subspheroidal to subovoidal central body and numerous nontabular hair-like processes. The archaeopyle type is undetermined.

Dimensions. Three specimens measured: L 25 [38] 45 µm; PL 10 [11] 12 µm.

Remarks. The present material differs from *Cometodinium obscurum* DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939 in having smaller processes (10–12 µm rather than processes up to 40 µm), and from *Cometodinium whitei* (DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939) STOVER & EVITT, 1978 in lacking the characteristic arrangement of processes in tufts. The species is placed in the genus *Cometodinium* with a question mark due to the uncertainty concerning the archaeopyle type.

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (8 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (5 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (85 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Coronifera* COOKSON & EISENACK, 1958 emend. MAY, 1980

Type. *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK, 1958, p. 45, pl. 12, fig. 6.

Remarks. *Coronifera* is similar to the genera *Florentinia* and *Diphyes* COOKSON, 1965. Since its creation, the genus has been repeatedly emended (DAVEY, 1969a, 1974; MAY, 1980; MAO & NORRIS, 1988), especially with regard to the archaeopyle (precingular versus combination). Although this feature may prove important in discriminating this genus from some forms of *Diphyes* COOKSON, 1965 and those of *Florentinia* with contabular ornamentation, the broad

circumscription proposed by MAY (1980), indicating a combination rather than a simple precingular archaeopyle, has been followed here.

Coronifera albertii MILLIOUD, 1969

Plate 4, Fig. 3

Selected synonymy :

1969 *Coronifera albertii* MILLIOUD, p. 425-426, pl. 1, fig. 4.

1979 *Coronifera albertii* MILLIOUD; DAVEY, p. 553.

1985 *Coronifera albertii* MILLIOUD; BATTEN & UWINS, pl. 63, figs. 6-7.

1986 *Coronifera albertii* MILLIOUD; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.

1990 *Coronifera* cf. *albertii* MILLIOUD; PRÖSSL, p. 136.

1997b *Coronifera albertii* MILLIOUD; LEEREVELD, p. 441.

2002 *Coronifera albertii* MILLIOUD; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131.

2010 *Coronifera albertii* MILLIOUD; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Coronifera albertii* MILLIOUD; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Non-tabulate fossil dinoflagellate cyst with an oval central body, bearing a hollow antapical horn and rather numerous regularly distributed processes. Precingular archeopyle. Antapical horn with a faint longitudinal striation and probably an indented rim. With approximately 40 relatively stiff processes, pointed or knobbed, simple or bifurcate distally; angle of forking characteristically narrow. Wall of central body finely granular” (MILLIOUD, 1969, p. 426)

Dimensions of the type. L 55 µm; W 45 µm; PL 18 µm.

Material of the original description. Hauterivian, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, acavate. Processes nontabular, typically low in number (<50), often linked together proximally. In length, processes are about one-half the central body diameter. Antapical horn open distally and generally not flared. Combination archaeopyle of type 4A+P₃, operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 33 µm; PL 14 µm.

Remarks. *Coronifera albertii* differs from *Coronifera oceanica* in having fewer processes and a constant combination archaeopyle. This species is similar in its overall morphology to the species of *Florentinia* with contabular ornamentation. It differs from *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* BELOW, 1982 in lacking a more consistent contabular insertion of smaller and stouter processes.

Previous records. *Coronifera albertii* has been previously recorded in Cenomanian material by MAHMOUD & MOAWAD (2002). In the Iberian Peninsula, this species has been recorded in Hauterivian (LEEREVELD, 1997b), Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986; LEEREVELD, 1997b) and Aptian–Albian material (DAVEY, 1979).

Occurrence within the studied material. Puente de (10 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (16 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (5 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Coronifera heboskina (YUN, 1981) stat. nov.

Plate 4, Fig. 6

Selected synonymy :

1981 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK subsp. *heboskina* YUN, p. 23-24, pl. 12, figs. 2, 4, 6a-b; text-fig. 6b.

1989 *Coronifera pedata* (WETZEL ex DOWNIE & SARJEANT) SARJEANT subsp. *heboskina* (YUN) LENTIN & WILLIAMS, p. 77.

1990 *Coronifera oceanica* subsp. *hebspina* YUN; PRÖSSL p. 136.

2010 *Coronifera oceanica* subsp. *hebspina* YUN; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Coronifera oceanica* subsp. *hebspina* YUN; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Die im Umriss ovale Zyste spitzt sich apikal leicht zu. Sie besteht aus einem Endophragma und einem Periphragma, das die Stacheln und das AAH bildet. Die Stacheln, die sich distal kontinuierlich verjüngen und abgerundet oder bällchenförmig enden, sind einfach oder zu Doppelstacheln verbunden. Die Stachelbasen sind auf der Oberfläche des ZK durch Leisten in etwa zu Quadraten angeordnet, sie sind in Reihen parallel zum Paracingulum. Die Querleisten überbrücken auch das stachelfreie Paracingulum und verbinden so je zwei Stacheln an den Paracingulumrändern zu Paaren. Das hohle, distal offene AAH ist am freien Ende gezackt und hat hier seinen grössten Durchmesser. Die Archaeopyle ist präcingular.” (YUN, 1981, p. 23–24)

Dimensions of the type. L 38 µm; W 42 µm; PL 22 µm; AAH 24 µm.

Material of the original description. Santonian, Germany.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, acavate. Processes penitabular, numerous, typically linked together proximally by membranaceous flanges. Antapical horn, longitudinally striated, open distally, flared. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 54 µm; PL 15 µm; AAH 15 µm.

Remarks. YUN (1981) considered *Coronifera oceanica* subspecies *hebspina* to be intermediate between *Coronifera oceanica* and *Coronifera albertii*. The faint tabular arrangement of the processes sufficiently differentiates this species from *Coronifera oceanica* and justifies the change of status. In contrast to *Coronifera albertii*, which shows deeply furcate processes, *Coronifera hebspina* (YUN, 1981) stat. nov. shows membranaceous flanges connecting the processes. Furthermore, *Coronifera hebspina* (YUN, 1981) stat. nov. has a precingular archaeopyle. The unornamented cingular areas distinguished by YUN (1981) are not clearly visible in the present material.

Previous records in Cenomanian–Turonian material. German Basin (PRÖSSL, 1990)

Previous records in the Iberian Peninsula. *Coronifera hebspina* (YUN, 1981) stat. nov. has not been previously described in The Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puente de Y (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone; Fuentetoba (1 specimen): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (3 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Coronifera oceanica COOKSON & EISENACK, 1958

Plate 4; Fig. 9

Selected synonymy :

1958 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK, p. 45, pl. 12, figs. 5-6.

1964 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; COOKSON & HUGHES, p. 56, pl. 9, figs. 8-9.

1967 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; CLARKE & VERDIER, p. 77, pl. 17, fig. 7.

1969a *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; DAVEY, p. 162, pl. 8, figs. 8-11.

1973 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; DAVEY & VERDIER, p. 178.

1974 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FOUCHER, p. 140, pl. 6, figs. 11-12.

- 1974 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; RIEGEL, p. 349.
- 1975 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 9, pl. 2, figs. 1-3.
- 1975 *Coronifera* sp. cf. *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 346.
- 1975 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12, pl. 15, fig. 5.
- 1976 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FOUCHER, p. 6, pl. 1, figs. 7-9.
- 1978 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS, p. 790.
- 1979 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; DAVEY, p. 553.
- 1979 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FAUCONNIER, p. 15.
- 1979a *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, 139, fig. 7c.
- ? 1980 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; HERNGREEN, p. 26, pl. 1, fig. 3.
- 1980 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1980 *Coronifera* cf. *oceanica* COOKSON & EISENACK; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1981 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; HASENBOEHLER, p. 136, pl. 23, figs. 14-15.
- 1981 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; MORON, p. 249, pl. 23, figs. 7-9.
- 1982 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BELOW, p. 4-5, pl. 4, fig. 5; pl. 9, fig. 7.
- 1982 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149; 172-173.
- 1983 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; SINGH, p. 145, pl. 51, figs. 2-3.
- 1984 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BELOW, p. 633, pl. 2, fig. 9.
- 1985 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FECHNER, p. 114.
- 1987 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 165.
- 1988a *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 7.
- 1988 *Coronifera* sp. cf. *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 37, fig. 2; pl. 41, figs. 16-17.
- 1989 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; AURISANO, p. 153.
- 1990 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1990 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
- 1990 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PRÖSSL, p. 136, pl. 5, fig. 1.
- 1991 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 7, fig. 1.
- 1992 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; COSTA & DAVEY, pl. 3.4, fig. 10.
- 1992 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; DUANE, p. 88-89, pl. 3, fig. 11.
- 1992 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; SRIVASTAVA, p. 176, pl. 6, figs. 7-10.
- 1993 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BEGOUEN, pl. 2, fig. 10.
- 1993 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; COURTINAT, p. 253.
- 1994 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994a *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
- 1994b *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 1, fig. 5.
- 1995 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FECHNER, p. 134, pl. 2, fig. 4.
- 1995 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 766.
- 1995 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 103.
- 1996 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 285.
- 1996 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 64, pl. 1, fig. 6.
- 1996 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; LI & HABIB, p. 22.
- 1997b *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; LEEREVELD, p. 441, fig. 10m.
- 1997 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; ŽITT, NEKVASILOVÁ, BOSÁK, SVOBODOVÁ, STEMPROKOVÁ-JÍROVÁ & STASSTNY, p. 144.
- 1998 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; MAO & LAMOLDA, p. 270, pl. 2, figs. 4, 8; pl. 9, fig. 2.
- 1999 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; LAMOLDA & MAO, p. 79.
- 1999 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 2000 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; DODSWORTH, p. 74, 76.
- 2000 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PEARCE, p. 111, pl. 3, fig. 9.
- 2002 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; IBRAHIM, p. 778, fig. 9b.
- 2003 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.

- 2003 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2006 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; ŽITT, VODRÁŽKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŽAGORSEK, p. 69.
 2008 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 12.
 2008 *Florentinia* cf. *resex* DAVEY & VERDIER; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 13.
 2009 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2009 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 24, pl. 2, fig. t.
 2010 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 ? 2010 *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÀ OCETE, p. 312, fig. 4.6.
 2011 *Coronifera oceanica* (COOKSON & EISENACK) MAY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 12i-12j.

Original description. "In the type specimen, the shell is approximately oval in outline and prolonged at one end into a straight, four sided tubular horn with a denticulate edge, and at the other into a stiff pointed spine. The surface is granular and covered with rather long and flaccid, thin, simple or more usually bifurcate appendages." (COOKSON & EISENACK, 1958, p. 45)

Dimensions of the type. L 57 µm; W 48 µm; AAH 17 µm.

Material of the original description. Albian, Australia.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, acavate. Processes nontabular, numerous (typically more than 100 per individual), often linked together proximally. Processes aculeate, often bifurcated and rarely capitate. Smooth to pseudo-reticulate wall produced by ridges on the surface of the autophragm, which join the base of the processes. Antapical horn generally distally flared (i.e., buccinate). Archaeopyle precingular of type P₃, operculum free.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L (excluding AAH) 31 [39] 45 µm; PL 9 [12] 15 µm; AAH 10 [15] 17 µm.

Remarks. *Coronifera oceanica* differs from *Coronifera striolata* (DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978 in lacking the characteristic striate autophragm of the latter. *Coronifera oceanica* closely resembles *Coronifera minor* (YU & ZHANG, 1980) MAO & NORRIS, 1988. According to MAO & NORRIS (1988), *Coronifera oceanica* has a larger central body and processes than *Coronifera minor* (YU & ZHANG, 1980) MAO & NORRIS, 1988. The Spanish specimens described herein show an intermediate range size between the two afore mentioned species. However, the relatively higher length of the processes allows a preferential attribution to *Coronifera oceanica*.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (COKSON & HUGHES, 1964; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; FECHNER, 1995), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1982, 1984; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982;

TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b, 1995; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (ŽITĚL *et al.*, 1997, 2006), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. Hauterivian–Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990; LEEREVELD, 1997b), Aptian (DAVEY, 1979), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HERNGREEN, 1980; HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010) and probable Senonian (RIEGEL, 1974).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (43 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to ?*Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (29 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (123 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (40 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Hystrichodinium* DEFLANDRE, 1935 emend. CLARKE & VERDIER, 1967

Type. *Hystrichodinium pulchrum* p. 229-230, pl. 5, fig. 1; text-figs. 9-11

Hystrichodinium pulchrum DEFLANDRE, 1935

Plate 4, Fig. 10

Selected synonymy :

- 1935 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE, p. 229-230, pl. 5, fig. 1; text-figs. 9-11.
- 1961 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; ALBERTI, p. 14, pl. 8, figs. 6-10.
- 1964 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; SERPAGLI, p. 96, pl. 18, fig. 4.
- 1967 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; CLARKE & VERDIER, p. 38, pl. 7, fig. 4.
- 1973 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 122.
- 1975 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.
- 1975 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 5.
- 1975 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12, pl. 11, fig. 8; pl. 12, fig. 4.
- 1976 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 7.
- 1977 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FOUCHER & ROBASZYNSKI, p. 25.
- 1978 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; WILLIAMS, p. 790, pl. 4, fig. 7.
- 1979 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; DAVEY, p. 554.
- 1979a *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, figs. 6a-f.
- 1980 *Hystrichodinium pulchrum pulchrum* DEFLANDRE; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; HASENBOEHLER, p. 139-140, pl. 25, figs. 7-8.
- 1982 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.

- 1984 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BELOW, p. 634.
 1985 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BATTEN & UWINS, pl. 65, fig. 11.
 1985 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FAUCONNIER, p. 658.
 1985 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FECHNER, p. 115, pl. 4, fig. 9.
 1986 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
 1987 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1988 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1990 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PRÖSSL, p. 138, pl. 15, fig. 4.
 1990 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1991 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; KIRSCH, p. 58-59, pl. 6, figs. 4-5; pl. 7, fig. 7.
 1991 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 2, fig. 7.
 1992 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; DUANE, p. 115, pl. 10, fig. 5, pl. 11, fig. 5.
 1992 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; SRIVASTAVA, p. 194, pl. 16, fig. 5.
 1993 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BEGOUEN, pl. 5, fig. 6.
 1994 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 14.
 1994b *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 3, fig. 6.
 1995 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 765.
 1995 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 103.
 1996 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1997a *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; LEEREVELD, p. 410.
 1997b *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; LEEREVELD, p. 442.
 1997 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; ŽIT, NEKVASILOVÁ, BOSÁK, SVOBODOVÁ, STEMPROKOVÁ-JÍROVÁ & STASSTNY, p. 144.
 1998 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; MAO & LAMOLDA, p. 285, pl. 4, fig. 3.
 1999 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PEARCE, p. 124, pl. 7, fig. 8.
 2003 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
 2006 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69.
 2009 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Hystrichodinium pulchrum* DEFLANDRE; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 13k-13l.

Original description. "Sa forme générale est celle d'un *Peridinium* à épithèque et hypothèque de taille voisine, à sillon transversal hélicoïdal. L'organisme entier est hérissé de longues cornes creuses, réparties sur toute la surface de la thèque et jusque sur les lèvres des sillons, principalement la lèvre inférieure. La surface de la membrane présente une ornementation très nette chez quelques exemplaires, rappelant celle de certains *Histioneis*, mais je n'ai pu encore y déceler de sutures indiquant la présence de plaques. L'absence de celles-ci éloignerait donc notre organisme des *Peridiniidae*. Son sillon hélicoïdal, les proportions respectives de l'épithèque et de l'hypothèque, ne permettent pas non plus de le rapprocher des *Cladopyxidae*." (DEFLANDRE, 1935, p. 229)

Dimensions of the type. not specified.

Material of the original description. Senonian, France.

Description of the studied material. Chorate gonyaulacacean cysts, with a spheroidal to ellipsoidal central body. Acavate. Autophragm weakly punctuated to finely granular. Paracingulum helicoid. Processes relatively numerous, parasutural, generally long, blade-like and flexible. Archeopyle

precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Four specimens measured: L 40 [51] 57 µm; W 38 [50] 55; PL 18 [25] 30 µm.

Remarks. *Hystrichodinium pulchrum* shares with *Hystrichodinium voigtii* (ALBERTI, 1961) DAVEY, 1974 the same overall morphology but shows more numerous processes. Rare specimens presenting a reduced number of processes. A preservational alteration has been assumed and these specimens have been attributed to *Hystrichodinium pulchrum*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (ALBERTI, 1961; CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; FOUCHER & ROBASZYNSKI, 1977; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; KIRSCH, 1991), Bohemian Basin (ŽITTE *et al.*, 1997, 2006; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996).

Previous records in the Iberian Peninsula. Berriasian–Valanginian (LEEREVELD, 1997a) Hauterivian–Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986; LEEREVELD, 1997b), Aptian (DAVEY, 1979), Late Aptian/Albian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (14 specimens): *Eucalycoceras rowei* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (11 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Kiokansium* STOVER & EVITT, 1978

Type. *Hystrichosphaeridium unituberculatum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, 1964, p. 194, pl. 3, fig. 8.

Kiokansium sp. cf. *Kiokansium unituberculatum* (TASCH, 1964) STOVER & EVITT, 1978
Plate 4, Figs. 11–12

Selected synonymy :

1962 *Hystrichosphaeridium recurvatum* subsp. *polypes* COOKSON & EISENACK, p. 491–492, pl. 4, figs. 11–13.

1964 *Hystrichosphaeridium unituberculatum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 194, pl. 3, fig. 8.

1964 *Hystrichosphaeridium aruncium* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 193, pl. 3, fig. 12.

1964 *Hystrichosphaeridium eccentricum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 194, pl. 1, fig. 6; pl. 2, fig. 9.

1964 *Hystrichosphaeridium entomium* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 193, pl. 3, fig. 15.

- 1964 *Hystriosphæridium fabium* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 195, pl. 2, fig. 5.
 1964 *Hystriosphæridium folium* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 195, pl. 1, fig. 8.
 1964 *Hystriosphæridium kiowanum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 193, pl. 2, fig. 1.
 1964 *Hystriosphæridium magnarmatum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 192, pl. 1, fig. 22.
 1964 *Hystriosphæridium marsupium* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 193, pl. 3, fig. 16.
 1964 *Hystriosphæridium perovatum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 194, pl. 3, fig. 13.
 1964 *Hystriosphæridium protellipticum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 194, pl. 2, fig. 2.
 1964 *Hystriosphæridium replexum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 193, pl. 3, fig. 14.
 1964 *Hystriosphæridium tribrachiosum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 195, pl. 1, fig. 3.
 1964 *Hystriosphæridium triradicatum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 194, pl. 2, figs. 4, 14.
 1964 *Hystriosphæridium valgum* TASCH in TASCH, McCLURE & OFTEDAHL, p. 192-193, pl. 2, fig. 10.
 1966b *Polysphaeridium? polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY & WILLIAMS, p. 95 (not validly published).
 1969a *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY, p. 154, pl. 6, figs. 7-8.
 1975 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.
 1975 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; WILLIAMS, p. 125, pl. .
 1978 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH, 1964) STOVER & EVITT, p. 167, 267.
 1978 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; WILLIAMS, p. 790.
 1979 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; FAUCONNIER, p. 15.
 1979a *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Cleistosphæridium? polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 139.
 1980 *Cleistosphæridium? polypes* subsp. *polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1980 *Cleistosphæridium? cf. polypes* subsp. *polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
 1981 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1981 *Impletosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) HE & LI, p. 65.
 1982 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW, p. 16, pl. 6, fig. 9; pl. 9, fig. 8.
 1982 *Bacchidinium polypes* subsp. *polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, pl. 11, fig. 3; pl. 15, fig. 1.
 1983 *Bacchidinium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; BERTHOU, CORREIA & TAUGOURDEAU, p. 7.
 1984 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; BELOW, p. 634, pl. 5, fig. 5.
 1985 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; FAUCONNIER, p. 658.
 1986 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
 1987 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1988b *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
 1990 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1991 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; PRÖSSL, p. 138.
 1992 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; COSTA & DAVEY, fig. 3.8.
 1992 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; SRIVASTAVA, p. 199, pl. 17, figs. 1-3.
 1994a *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 4.
 1995 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 103.
 1996 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1996 *Kiokansium polypes* (COOKSON & EISENACK) BELOW; LI & HABIB, p. 22.
 2007b *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 8.
 1998 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; MAO & LAMOLDA, p. 270, pl. 3, fig. 3; pl. 6, fig. 9.
 1999 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; MAHMOUD & MOAWAD, p. 406.
 2000 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; PEARCE, p. 111, pl. 9, fig. 3.
 2002 *Cleistosphæridium polypes* (COOKSON & EISENACK) DAVEY; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131.
 2003 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2007b *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 8.
 2008 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132.
 2009 *Kiokansium unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 40, pl. 6, fig. a.
 2010 *Kiokansium cf. unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Kiokansium* cf. *unituberculatum* (TASCH) STOVER & EVITT; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "Subovate shell characterized by an inner ring of pointed protuberances that arise from a clearly defined inner band terminating in a small knob or neck. Exterior to this band, there is a fringe area, the surface and periphery of which bears flexible, curved, bifurcate or pointed processes." (TASCH *et al.*, 1964, p. 194)

Dimensions of the type. Diameter 38 µm; PL 8–14 µm; thickness of processes 2 µm.

Material of the original description. Albion, U.S.A.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate, with a subspheroidal central body. Acavate. Processes numerous, nontabular, solid, distally cauliflorate. Archeopyle precingular of type P_{2+3} or P_{3+4} , operculum free.

Dimensions of the studied material. Eight specimens measured: L 23 [31] 46 µm; PL 8 [11] 15 µm; process diameter 1 [1.3] 2 µm.

Remarks. *Kiokansium unituberculatum* differs from *Kiokansium williamsii* SINGH, 1983 in having a spheroidal rather than elongated central body. The specimens recovered from the studied sections are very similar to the forms originally described by TASCH under the name *Hystrichosphaeridium valgum* (in TASCH *et al.*, 1964, pl. 2, fig. 10), and differ from the holotype of *Kiokansium unituberculatum* described by TASCH (in TASCH *et al.*, 1964, pl. 3, fig. 8) in having processes with an overall broader diameter. STOVER & EVITT (1978) considered *Hystrichosphaeridium valgum* TASCH, 1964 to be a junior synonym of *Kiokansium unituberculatum*.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (DAVEY, 1969a; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994a, 1995, 1996; JARVIS *et al.*, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1984; MAHMOUD & MOAWAD, 2000, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980; TOCHER & JARVIS, 1987, 1995; FITZPATRICK, 1995, 1996), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981) and Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (BERTHOU *et al.*, 1983), Hauterivian–upper Aptian/lower-mid Albion (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Aptian–Albion (PEYROT *et al.*, 2007b), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999) and Turonian material (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). Additionally, BERTHOU & LEEREVELD (1990) reported cysts referred to as "*Kiokansium polypes* Group" in Hauterivian and Aptian–Albion material from Portugal.

Occurrence within the studied material (*Kiokansium* sp. cf. *Kiokansium unituberculatum*). Puentevedey (24 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (2 specimens):

Choffaticeras (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Condemios (9 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone, *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Genus *Scriniodinium* KLEMENT, 1957

Type. *Gymnodinium cristallinum* DEFLANDRE, 1939, p. 165, pl. 5, figs. 1-3 (basionym).

aff. *Scriniodinium campanula* GOCHT, 1959

Plate 2, Fig. 10

Selected synonymy for *Scriniodinium campanula* :

- 1959 *Scriniodinium campanula* GOCHT, p. 61-62, pl. 4, fig. 6; pl. 5, figs. 1a-b.
 1964 *Scriniodinium? campanula* GOCHT; COOKSON & HUGHES, p. 41. pl. 5, figs. 4-7.
 1967 *Scriniodinium campanula* GOCHT; CLARKE & VERDIER, p. 28, pl. 3, figs. 6-7.
 1967 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA, p. 175.
 1970 *Scriniodinium campanula* GOCHT; DAVEY, p. 348, pl. 3, fig. 7-8.
 1971 *Gonyaulacysta fragosa* BRIDEAUX, p. 83, pl. 23, fig. 42; pl. 24, figs. 44-45; text-figs. 8 c-d.
 1972 *Scriniodinium* (*Endoscrinium*) *campanula* GOCHT; HABIB, p. 368, pl. 16, fig. 1.
 1973 *Scriniodinium campanula* GOCHT; DAVEY & VERDIER, p. 179.
 1974 *Scriniodinium campanula* GOCHT; FOUCHER, p. 126, pl. 1, fig. 11.
 1975 *Scriniodinium campanula* GOCHT; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6.
 1975 *Scriniodinium campanula* GOCHT; VERDIER, p. 194.
 1976 *Scriniodinium campanula* GOCHT; FOUCHER, p. 8.
 1977 *Scriniodinium campanula* GOCHT; HABIB, p. 344.
 1978 *Scriniodinium? campanula* GOCHT; STOVER & EVITT, p. 187.
 1979 *Scriniodinium campanula* GOCHT; DAVEY, p. 554.
 1979a *Scriniodinium? campanulum* GOCHT; FOUCHER, p. 194.
 1979 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; FAUCONNIER, p. 16.
 1980 *Scriniodinium? campanulum* GOCHT; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; BELOW, p. 49-50, pl. 7, fig. 1; pl. 8, fig. 5; text-fig. 52.
 1982 *Scriniodinium? campanulum* GOCHT; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
 1985 *Endoscrinium campanulum* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; FECHNER, p. 114, pl. 2, fig. 5.
 1987 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; TOCHER & JARVIS, p. 165, pl. 9.1, fig. 13.
 1988a *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988 *Endoscrinium campanulum* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.4.
 1990 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; PRÖSSL, p. 137, pl. 16, fig. 3.
 1990 *Endoscrinium campanulum* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335, pl. 3, fig. 3.
 1991 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 5, fig. 9.
 1992 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; COSTA & DAVEY, pl. 3.10, fig. 2.
 1992 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; DUANE, p. 101, pl. 7, figs. 5-6.
 1993 *Scriniodinium? campanula* GOCHT; BEGOUEN, pl. 7, fig. 10.
 1994 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 4.
 1995 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; FITZPATRICK, p. 765, fig. 9m.
 1995 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 1.
 1996 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; TOCHER & JARVIS, p. 64.
 1996 *Scriniodinium campanula* GOCHT; LI & HABIB, p. 23.
 1997a *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; LEEREVELD, p. 410.
 1997b *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; LEEREVELD, p. 442.
 1999 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; SKUPIEN, p. 6.
 2000 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; DODSWORTH, p. 75-76.



- 2000 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; PEARCE, p. 113, pl. 5, fig. 11.
 2003 *Scriniodinium campanula* GOCHT; RIDING & FENSOME, p. 13-14.
 2003 *Endoscrinium campanula* (GOCHT) VOZZHENNIKOVA; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2009 *Scriniodinium campanula* GOCHT; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Scriniodinium campanula* GOCHT; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.3.

Original diagnosis. "Aussenpanzer abgeflacht, getäfelt, mit fast geradem Gürtel und deutlicher Längsfurche. Epithek helmförmig. Apikal horn kurz, stumpf und ein wenig eingesenkt, wodurch der Panzer zu beiden Seiten glockig ausgebuchtet wird. Hypothek etwas länger, am Pol gerundet oder leicht abgestumpft. Innenkörper oval und seitlich durch einen Zwischenraum vom Hauptkörper getrennt." (GOCHT, 1959, p. 61)

Dimensions of the type. Pericyst L 104 µm; W 91 µm; AH 16 µm; Endocyst L 74 µm; W 72 µm.

Material of the original description. Early Hauterivian, Germany.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cyst, proximate, cavate with a lenticular central body. Hypocyst longer than epicyst. Pericoels present at the apical and antapical areas. Tabulation weakly developed. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. One specimen measured: Pericyst W 40 µm; L 47 µm. Endocyst W 40 µm; L 35 µm.

Remarks. The specimen herein referred to as aff. *Scriniodinium campanula* differs from the type described by GOCHT (1959) in being much smaller (pericyst 40 x 47 µm rather than 104 x 97 µm) and having a weaker paratabulation. Due to the morphological differences existing between the Spanish material and the type, the only specimen recorded remained in open nomenclature.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (COOKSON & HUGHES, 1964; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1970; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; JARVIS *et al.*, 1988a, DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SKUPIEN, 1999), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), western North Atlantic (HABIB, 1972, 1977), north of Africa (BELOW, 1981).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987; 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Berriasian (LEEREVELD, 1997a), Valanginian (DRUGG & HABIB, 1988; LEEREVELD, 1997a), Hauterivian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Hauterivian-Barremian (DRUGG & HABIB, 1988; LEEREVELD, 1997b) and Albian material (DAVEY, 1979). This species has not been reported in Cenomanian-Turonian material from the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. The only specimen referred to as aff. *Scriniodinium campanula* has only been recorded at Puente de Ibañeta, *Kamerunoceras turoniense* Zone.

Genus *Trichodinium* EISENACK & COOKSON, 1960

Type. Trichodinium pellitum EISENACK & COOKSON, 1960, p. 5, pl. 2, fig. 4.

Trichodinium castanea (DEFLANDRE, 1935) CLARKE & VERDIER, 1967

Plate 4, Figs. 7–8

Selected synonymy :

- 1935 *Palaeoperidinium castanea* DEFLANDRE, p. 229, pl. 6, fig. 8 (not validly published).
 1960 *Trichodinium intermedium* EISENACK & COOKSON, p. 6, pl. 2, figs. 5–6.
 1964 *Palaeoperidinium castanea* DEFLANDRE; COOKSON & HUGHES, p. 49, pl. 5, fig. 14.
 1967 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER, p. 19–20, pl. 1, figs. 1–2.
 1969a *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DAVEY, p. 131, pl. 11, figs. 1–3.
 1973 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 179.
 1974 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FOUCHER, p. 129, pl. 4, figs. 2–3.
 1974 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; RIEGEL, p. 349.
 1975 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 7.
 1975 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; VERDIER, p. 194.
 1975 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; WILLIAMS, pl. 7, fig. 13.
 1976 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FOUCHER, p. 9.
 1978 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; WILLIAMS, p. 790.
 1979 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DAVEY, p. 554.
 1979 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FAUCONNIER, p. 21.
 1979a *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, 139, fig. 5h.
 1980 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290–291.
 1981 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1981 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BELOW, p. 120, pl. 11, fig. 18.
 1981 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; HASENBOEHLER, p. 142, pl. 26, fig. 11.
 1981 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; MORON, p. 254, pl. 19, figs. 3–4, 19; pl. 20, fig. 2.
 1982 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
 1982 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172–173.
 1982 *Trichodinium cf. castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148–149.
 1983 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; SINGH, p. 142, pl. 49, fig. 4.
 1984 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BELOW, p. 635, pl. 10, fig. 7.
 1986 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
 1987 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 166.
 1988 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95–96.
 1988 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1988 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 37, fig. 8; pl. 40, figs. 11–12.
 1990 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8–9.
 1990 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BERTHOU & LEEREVELD, p. 336.
 1990 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PRÖSSL, p. 141.
 1990 *Trichodinium intermedium* (EISENACK & COOKSON); PRÖSSL, p. 141.
 1991 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; KIRSCH, p. 53, pl. 11, figs. 1–3.
 1991 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 6, fig. 5.
 1992 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; COSTA & DAVEY, pl. 3.7, fig. 5.
 1992 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DUANE, p. 167, pl. 22, figs. 5–6.
 1992 *Trichodinium castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; SRIVASTAVA, p. 225–226, pl. 29, figs. 5–8.
 1993 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BEGOUEN, pl. 8, fig. 10.
 1993 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
 1994b *Trichodinium castanea* subsp. *castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 22.

- 1995 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Trichodinium* cf. *castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24, pl. 8, fig. 10.
 1996 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DODSWORTH, p. 61.
 1996 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Trichodinium* cf. *T. castaneum* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; LI & HABIB, p. 23.
 1996 *Trichodinium castanea* subsp. *castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1997a *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; LEEREVELD, p. 411.
 1997b *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; LEEREVELD, p. 443.
 1998 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 272, pl. 5, fig. 4; pl. 6, figs. 11-12; pl. 8, fig. 10.
 1998 *Trichodinium intermedium* (EISENACK & COOKSON); MAO & LAMOLDA, p. 272, pl. 5, figs. 5-6.
 1999 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 81.
 1999 *Trichodinium intermedium* (EISENACK & COOKSON); LAMOLDA & MAO, p. 81.
 1999 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Trichodinium intermedium* (EISENACK & COOKSON); MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; SKUPIEN, p. 7.
 2000 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PEARCE, p. 126, pl. 17, fig. 10.
 2003 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2006 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69.
 2008 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 10.
 2009 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 64, pl. 10, fig. 5.
 2009 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2010 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLA OCETE, p. 312.
 2011 *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 11g-11h.

Description of material. “La thèque est sphérique, parfois sphéroïdale légèrement aplatie, ou, au contraire, un peu ellipsoïdale; elle est divisée en deux parties égales par le sillon transversal qui est hélicoïdal et lévogyre. Le sillon longitudinal qui lui est perpendiculaire, est plus large sur l’hypothèque que sur l’épithèque, mais il semble s’allonger également sur l’une et l’autre. A l’apex se trouve un bouquet de fortes épines, un peu divergentes. La thèque entière est couverte d’épines, qui, suivant les individus, paraissent plus ou moins denses. Généralement ces épines sont plus nombreuses et plus fortes là où se trouvaient les sutures des plaques dont on retrouve ainsi les traces. Cependant la tabulation n’a pu encore être déterminée.” (DEFLANDRE, 1936, p. 177-178)

Dimensions of the type material. Diameter 45–65 µm.

Material of the original description. Upper Cretaceous, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, proximochorate with a spheroidal to ellipsoidal central body. Short apical horn marked by either an autophragmal protuberance or a distinct cluster of processes, or both. Ornamentation consisting in generally non-tabular spines, sometimes arranged to reflect, partially, the cingulum and paraplate sutures. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Eight specimens measured: W 29 [64] 114 µm; L 27 [59] 120 µm.

Remarks. The presence of specimens showing intergradation between forms with non-tabular processes and those with weak paratabulation suggests that *Trichodinium intermedium* EISENACK & COOKSON, 1960 is synonymous with *Trichodinium castanea*; this is contrary to the view of MORGAN (1980) and HARDING (1990).

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.* 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; TOCHER & JARVIS, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981, 1984; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; CLARKE & VERDIER, 1967; ROBASYNSKI *et al.* 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; KIRSCH, 1991), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITT *et al.*, 2006), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Berriasian–Valanginian (LEEREVELD, 1997a), Hauterivian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986, 1990; LEEREVELD, 1997b), Barremian (LEEREVELD, 1997b), upper Barremian/lower Aptian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Aptian (DAVEY, 1979; BERTHOU & LEEREVELD, 1990), upper Aptian/lower Albian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999) and probable Senonian (RIEGEL, 1974).

Occurrence within the studied material. Puente de (642 specimens): *Eucalycoceras rowei* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (47 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (307 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (62 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Dinoflagellate cyst A Plate 5, Figs. 1–6

Synonymy :

2010 Gen. et sp. indet A; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 Dinocyst A; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 12c-12f.

Description of the studied material. Gonyaulacacean? cysts with a subspheroidal central body. Chorale, acavate, autophragm fibro-pitted. Non-tabular, fibrous and typically hollow processes

which usually divide proximally to medially into various distinct capitate tubules. Presence of an antapical horn. Combination archaeopyle of type (4A)@+P₃,, with P₃, free and apical plates adnate.

Dimensions of the studied material. Sixteen specimens measured: L 36 [42] 55 µm; PL 9 [16] 24 µm; AAH 14 [20] 27 µm.

Remarks. DAVEY (1969b) erected the genus *Amphorosphaeridium* on the basis of Late Cretaceous material from South Africa. This author indicated the existence of specimens with a distinctive antapical process (DAVEY, 1969b, p. 30, pl. 1, fig. 6; pl. 2, fig. 4) and specimens devoid of it, including the holotype (DAVEY, 1969b, p. 30, pl. 2, fig. 2; pl. 3, figs. 1-3). Specimens without a distinctive antapical horn are considered to enter into the specific concept of *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov. With the exclusion of its type, the current status of the name *Amphorosphaeridium* is compromised. The present material is broadly similar to the specimens with a distinctive antapical process presented by DAVEY (1969b) but differs in having a combination archaeopyle. The processes of some species of *Florentinia* are similar in shape but show mesotabular to contabular conditions. *Coronifera* and the Cenozoic genus *Diphyes* are also similar but the former has more numerous, closed processes and the latter more numerous, undivided processes. The presence of an antapical horn and a combination archaeopyle rule out an assignment to the genus *Exochosphaeridium* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966.

Occurrence within the studied material. Puente de Y (59 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (22 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (160 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Tamajón (36 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Family **Areoligeraceae** Evitt, 1963

Genus *Canningia* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987

Type. *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960, p. 251, pl. 38, figs. 1-2.

Canningia reticulata COOKSON & EISENACK, 1960

Plate 5, Fig. 7

Selected synonymy :

1960b *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, p. 251, pl. 38, figs. 1-2.

1967 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; CLARKE & VERDIER, p. 20, pl. 1, fig. 8.

1975 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS, tab.

1975 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12, pl. 10, fig. 6, pl. 30, figs. 1, 6, 9.

1977 *Canningia palliata* BRIDEAUX, p. 11-12, pl. 3, figs. 1-8.

1978 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS, p. 790.

1979a *Canningia* cf. *reticulata* COOKSON & EISENACK; FOUCHER, p. 194.

1980 *Canningia* cf. *reticulata* COOKSON & EISENACK; ROBASZYSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.

1984 cf. *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; MASURE, p. 95.

1987 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; TOCHER & JARVIS, p. 165.

1989 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; AURISANO, p. 150, pl. 5, fig. 2.

1990 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335, pl. 2, figs. 1-2.

1992 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; DUANE, p. 78-79, pl. 2, fig. 5.

1994 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.

- 1995 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 765.
 1996 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; FITZPATRICK, p. 284.
 1998 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; MAO & LAMOLDA, p. 274, pl. 6, figs. 9-10.
 1999 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; LAMOLDA & MAO, p. 79.
 1999 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; PEARCE, p. 127, pl. 2, fig. 3.
 2003 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; HARRIS & TOCHER, p. 143.
 2003 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
 2009 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 18, pl. 1, fig. t.
 2009 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11-2.
 2011 *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 11c-11d.

Original description. "Shell with straight or rounded sides; apical projection not prominent, basal indentation clearly marked; a girdle is usually present slightly above the equator. Shell membrane densely and irregularly reticulate, the reticulum low, small-meshed and thick-walled." (COOKSON & EISENACK, 1960b, p. 251)

Dimensions of the type. L 100 µm; W 86 µm.

Material of the original description. Tithonian, Australia.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts, two-layered. Sulcal notch offset to the left. Autophragm and ectophragm connected by numerous small non-tabular processes forming a fine reticulum. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Nine specimens measured: L (excluding operculum) 40 [58] 71 µm; W 51 [69] 93 µm.

Remarks. *Canningia reticulata* differs from *Canningia torulosa* DAVEY & VERDIER, 1973 in having a reticulate ornamentation rather than small tubercles. *Canningia senonica* CLARKE & VERDIER, 1967 show a different reticulum made by distinctly larger processes (up to 12 µm in length). By contrast, the studied material usually shows two wall layers very adpressed, making them difficult to differentiate.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; TOCHER & JARVIS, 1987; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; TOCHER & JARVIS, 1987; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. Tithonian–Aptian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Cenomanian–Turonian (MASURE, 1984; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de (267 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (444 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone

to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (1791 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Tamajón (202 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Cyclonephelium* DEFLANDRE & COOKSON, 1955

Type. Cyclonephelium compactum DEFLANDRE & COOKSON, 1955, p. 285, pl. 2, figs. 11–13; text-figs. 44–46.

Remarks. According to FENSOME *et al.* (2009) and FENSOME (pers. comm.) *Cauveridinium* and *Circulodinium* are considered junior synonyms of *Cyclonephelium*.

Cyclonephelium compactum DEFLANDRE & COOKSON, 1955

Plate 5, Fig. 8

Selected synonymy :

- 1955 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON, p. 285, pl. 2, figs. 11–13; text-figs. 44–46.
- 1981 *Cyclonephelium* cf. *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; HASENBOEHLER, p. 122, pl. 18, fig. 5.
- 1982 *Cyclonephelium* cf. *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1988 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1987 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 151, pl. 9.1, fig. 8.
- 1988a *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1990 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; PRÖSSL, p. 137.
- 1990 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; SVOBODOVÁ, p. 297, pl. 4, fig. 1.
- 1991 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; BATTEN & MARSHALL, p. 107.
- 1992 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; SRIVASTAVA, p. 178, pl. 6, fig. 13.
- 1993 *Cyclonephelium* cf. *compactum* DEFLANDRE & COOKSON; BEGOUEN, pl. 1, fig. 10.
- 1994a *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 226–227, pl. 1, fig. 3.
- 1995 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 103.
- 1996 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; DODSWORTH, p. 60, fig. 13.7.
- 1996 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; LI & HABIB, p. 23.
- 1999 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; SKUPIEN, p. 6.
- 2000 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; DODSWORTH, p. 75.
- 2003 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- ? 2007b *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 9.
- 2010 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “Ornementation équatoriale formée de processus généralement courts, accolés les uns aux autres, pour constituer des sortes de lamelles disposées selon des parallèles à l'équateur ou formant un réseau mal dessiné. Parfois quelques trabécules unissent des séries de processus; surface de la coque ponctuée.” (DEFLANDRE & COOKSON, 1955, p. 285)

Dimensions of the type material. Coque 61–72 µm; ornementation 5–10 µm.

Material of the original description. Senonian, Australia.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts with sulcal notch offset to the left. Acavate. Processes, poorly developed, interconnected by membranaceous flanges. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L (excluding operculum) 86 µm; W

118 µm; PL 7 µm.

Remarks. *Cyclonephelium compactum* differs from *Cyclonephelium distinctum* and *Cyclonephelium hirtellum* in having processes interconnected by membranaceous flanges. *Cyclonephelium membraniphorum* COOKSON & EISENACK, 1962 has a more reduced number of processes and a bigger central body. Unlike the Australian material described by NORVICK (in NORVICK & BURGER, 1976) and MORGAN (1980), the Spanish specimens have poorly developed membranes joining neighbouring appendages.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (JARVIS *et al.*, 1988a; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995; DODSWORTH, 1996), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SKUPIEN, 1999), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (TOCHER & JARVIS, 1987, 1995), German Basin (PRÖSSL, 1990), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988). In addition, BERTHOU & LEEREVELD (1990) reported cysts included in the complex "*Cyclonephelium compactum* Group" in Hauterivian–Albian material from Portugal.

Occurrence within the studied material. Puentedey (31 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciatus* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone; Condemios (1 specimen): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Cyclonephelium distinctum DEFLANDRE & COOKSON, 1955

Plate 5, Figs. 9–10

Selected synonymy :

- 1955 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, p. 285-286, pl. 2, fig. 14.
- 1967 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; CLARKE & VERDIER, p. 22, pl. 1, figs. 6-7.
- 1969a *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY, p. 170, pl. 9, figs. 1-2.
- 1973 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; DAVEY & VERDIER, p. 178.
- 1975 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 10, pl. 2, fig. 8.
- 1975 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; WILLIAMS, tab.
- ? 1978 *Cyclonephelium distinctum* subsp. *longispinatum* DAVEY, p. 894, pl. 3, figs. 4, 7-8.
- 1978 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; WILLIAMS, p. 790.
- ? 1979 *Cyclonephelium distinctum* subsp. *longispinatum* DAVEY; DAVEY, p. 554.
- 1979a *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1982 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149; 172-173.
- 1983 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU, CORREIA & TAUGOURDEAU, p. 7.
- 1985 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; BATTEN & UWINS, pl. 64, fig. 8.
- 1985 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FAUCONNIER, p. 654, 657.
- 1985 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FECHNER, p. 114, pl. 1, fig. 6.
- 1986 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
- 1986 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS, p. 204.
- 1988 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BATTEN & MARSHALL, p. 95-96.
- 1988a *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.

- 1988 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 38, fig. 16, pl. 40, fig. 8.
 1989 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; AURISANO, p. 153.
 1990 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1990 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
 1991 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BATTEN & MARSHALL, p. 107.
 1992 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; SRIVASTAVA, p. 178.
 1993 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; COURTINAT, p. 253.
 1994b *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; TOCHER & JARVIS, p. 20.
 1995 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24.
 1996 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; LI & HABIB, p. 23.
 1996 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; TOCHER & JARVIS, p. 64, pl. 1, fig. 13.
 1997 *Cyclonephelium* cf. *paucispinum* DAVEY; SVOBODOVÁ, p. 153, pl. 1, fig. 8.
 1998 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 270, pl. 6, fig. 6.
 1999 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 2000 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; ARAI, NETO, LANA & PEDRÃO, p. 362, fig. 12j.
 2000 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; MAHMOUD & MOAWAD, p. 406.
 2003 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 ? 2004 *Cyclonephelium longispinatum* (DAVEY) FAUCONNIER in FAUCONNIER & MASURE, p. 146.
 2005 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
 ? 2007b *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 7.
 2008 *Circulodinium* cf. *distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARZENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 5, figs. 8-11.
 2010 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BARROSO-BARZENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.4.
 2011 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, BARROSO-BARZENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 13d-13e.

Original description. “Ornementation constituée par de nombreux processus courts, pleins à extrémité capitée ou élargie, ou un peu fourchue; rarement on trouve quelques processus confluent, soudés en une courte lamelle. Processus assez irrégulièrement disposés tendant à s'éloigner davantage de l'équateur vers les poles, mais laissant cependant ceux-ci libres au centre. Surface de la coque nettement ponctuée.” (DEFLANDRE & COOKSON, 1955, p. 286)

Dimensions of the type material. CB 64–97 µm; ornamentation 2.5–18 µm.

Material of the original description. Senonian, Australia.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts with sulcal notch offset to the left. Acavate, proximochorate. Processes unconnected, usually distally furcate and more numerous on the margin of the cyst.

Dimensions of the studied material. Eight specimens measured: L 104 µm; L (excluding operculum) 49 [68] 78 µm; W 76 [89] 104 µm; PL 3 [8] 16 µm.

Remarks. *Cyclonephelium distinctum* differs from *Cyclonephelium? attadalicum* COOKSON & EISENACK, 1962 in lacking the arrangement of processes in clusters that represents a characteristic feature of the latter. *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium vannophorum* can be distinguished from *Cyclonephelium distinctum* in having interconnected processes. *Cyclonephelium hirtellum* show distinctly smaller and thinner processes. The specimens herein referred to as *Cyclonephelium*

distinctum are closely similar to the type material described by DEFLANDRE & COOKSON (1955) and to the Turonian material referred to as *Cyclonephelium distinctum* subsp. *distinctum* by DAVEY (1978). According to DAVEY (1969a), *Cyclonephelium paucispinum* DAVEY, 1969 has the same overall morphology than the holotype of *Cyclonephelium distinctum*, and differs only in being slightly larger and less ornamented. The specimens recorded in the studied material do not support the distinction between the two species. Hence *Cyclonephelium paucispinum* is here considered to be a synonym of *Cyclonephelium distinctum*. According to the original diagnosis (DAVEY, 1978, p. 894), the species *Cyclonephelium longispinatum* (DAVEY, 1978) FAUCONNIER, 2004 show processes up to 15 µm long. This range of lengths is included in the range proposed by DEFLANDRE & COOKSON (1955) for the Australian type material. Without an emendation of its diagnosis, the name *Cyclonephelium longispinatum* may be considered as a junior synonym of *Cyclonephelium distinctum*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; DAVEY & VERDIER, 1973; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1996; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; DODSWORTH, 1996, 2000), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1997; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Vocontian Basin (FECHNER, 1985), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2000).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; JARVIS *et al.*, 1988a; DODSWORTH, 2000), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), Brazil (ARAI *et al.*, 2000), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. In the Iberian Peninsula, BERTHOU *et al.* (1983) y BERTHOU & LEEREVELD (1986, 1990) registered this species in Tithonian–Albian material from various portuguese sections. *Cyclonephelium distinctum* has also been described in Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008) and Turonian material (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008). Additionally, LEEREVELD (1997b) reported cysts referred to as “*Circulodinium distinctum* group” in Hauterivian–Barremian material from the Rio Argos, south Spain.

Occurrence within the studied material. Puente de (101 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone.

Cyclonephelium sp. cf. *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON 1955

Plate 5, Figs. 11–12

Selected synonymy :

1967 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; CLARKE & VERDIER, p. 22, pl. 1, figs. 6–7.

1969a *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; DAVEY, p. 166, pl. 11, figs. 6–8, 10; text-figs. 16c, d, f.

1972 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; HABIB, p. 368, pl. 14, fig. 2.

1975 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12, pl. 26, fig. 5.

1977 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; HABIB, p. 344.

- 1979 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FAUCONNIER, p. 15, pl. 5, fig. 1.
 1981 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; HASENBOEHLER, p. 121, pl. 18, fig. 9.
 1982 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOUS & HASENBOEHLER, p. 772.
 1984 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BELOW, p. 633, pl. 3, figs. 2-3.
 1987 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 151, pl. 9.1, fig. 9.
 1988b *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 25, fig. g.
 1988 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.24.
 1988 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 38, figs. 2, 14; pl. 39, fig. 2; pl. 40, fig. 5.
 1990 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; PRÖSSL, p. 137, pl. 6, fig. 10.
 1991 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 2, fig. 5.
 1991 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; KIRSCH, p. 91-92, pl. 11, figs. 6, 8-9.
 1992 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; DUANE, p. 92-93, pl. 6, fig. 1.
 1993 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BEGOUEN, pl. 1, fig. 12.
 1994 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721, fig. 9c.
 1994a *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 2.
 1995 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FECHNER, p. 134, pl. 3, figs. 3-6.
 1995 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FITZPATRICK, p. 765, figs. 9u-9v.
 1995 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 2.
 1996 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FITZPATRICK, p. 284.
 2000 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEARCE, p. 127, pl. 3, fig. 1.
 2003 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300, pl. 1, fig. 5.
 2009 *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2009 *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 26, pl. 3, fig. d.
 2010 *Cyclonephelium* cf. *distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZAR, p. 71.
 2011 *Cyclonephelium* cf. *distinctum* DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 13f-13g.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts with sulcal notch offset to the left. Acavate, proximochorate. Processes unconnected, usually distally furcate, numerous and evenly distributed on the cyst.

Dimensions of the studied material. Five specimens measured: L (excluding operculum) 46 [57] 71 µm; W 62 [73] 86 µm; PL 6 [6] 8 µm.

Remarks. In the studied material, the specimens attributed to *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum* differs from the type material described by DEFLANDRE & COOKSON (1955) in having more numerous and smaller processes (6-8 µm rather than 2-18 µm).

Cyclonephelium distinctum appears to show a wide morphological range that has been previously related to age. COOKSON & EISENACK (1962) remarked that among Australian specimens, older (Albian-Cenomanian) forms have more and longer processes than specimens from Cenomanian material, the latter including the holotype. In Europe, this morphological variation appears to have a weaker link to age since IOANNIDES *et al.* (1977) recorded spiny forms as *Cyclonephelium distinctum* (1977, pl. 2, figs. 8-11) and poorly ornamented ones under *Cyclonephelium* cf. *distinctum* (1977, pl. 2, fig. 12) in Late Jurassic material from Dorset, England. The specimen herein described as *Cyclonephelium* cf. *distinctum* are similar to the material described as *Cyclonephelium hughesii* by CLARKE & VERDIER (1967). The English material differs in having more longer and somewhat broader processes.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FAUCONNIER, 1979; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994a, 1995; JARVIS *et al.*, 1988b; DUANE,

1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; FECHNER, 1995), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), western North Atlantic (HABIB, 1972, 1977), north of Africa (BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; TOCHER & JARVIS, 1987, 1995; JARVIS *et al.*, 1988b; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990; KIRSCH, 1999), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albian–Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (1 specimen): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Cyclonephelium hirtellum (ALBERTI, 1961) DAVEY, 1978

Plate 6, Figs. 1–3

Selected synonymy :

- 1961 *Circulodinium hirtellum* ALBERTI, p. 28-29, pl. 4, fig. 20.
- 1978 *Cyclonephelium hirtellum* (ALBERTI) DAVEY, p. 894.
- 1969 *Cyclonephelium distinctum* var. *brevispinatum* MILLIOUD, p. 427-428, pl. 1, figs. 8-9.
- 1973 *Cyclonephelium distinctum* subsp. *brevispinatum* (MILLIOUD) LENTIN & WILLIAMS, p. 36.
- 1979 *Cyclonephelium distinctum* subsp. *brevispinatum* (MILLIOUD) LENTIN & WILLIAMS; DAVEY, p. 553.
- 1981 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN, p. 51, pl. 11, figs. 8, 10, 11. (combination illegitimate).
- 1981 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN; BELOW, p. 11-12.
- 1984 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN; BELOW, p. 633, pl. 2, fig. 12.
- 1988a *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) BELOW; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) BELOW; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 38, fig. 3; pl. 40, fig. 1.
- 1988 *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) BELOW; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 34, fig. 5.
- 1991 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 2, fig. 4.
- 1993 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN; COURTINAT, p. 253.
- 1998 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) YUN; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
- 2003 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) BELOW; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2004 *Circulodinium brevispinatum* (MILLIOUD) FAUCONNIER in FAUCONNIER & MASURE, p. 114.
- 2009 *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIOUD) BELOW; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 26, pl. 3, fig. c.
- 2010 *Cyclonephelium hirtellum* (ALBERTI) DAVEY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Cyclonephelium hirtellum* (ALBERTI) DAVEY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, fig. 13h.

Original diagnosis. “Panzer abgeflacht, sein Umriss unregelmässig gerundet, etwas länger als breit. Mit einem kurtzen, apikalen Vorsprung, der am Ende abgestumpft ist. Zwei ungleich grosse, antapikale Ausbuchtungen. Epithek etwas kleiner als die Hypothek. Oberfläche des Panzers mit Ausnahme des zentralen Teiles der Ventral und Dorsalseite mit kurzen, an den Enden meist zugespitzten, dornenartigen Forsätzen besetzt.” (ALBERTI, 1961, p. 28)

Dimensions of the type. L 102 µm; W 93 µm; PL 3–4 µm.

Material of the original description. Hauterivian, Germany.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts with sulcal notch offset to the left. Acavate, proximochorate. Surface covered by short, unconnected processes.

Dimensions. Eight specimens measured: L (excluding operculum) 36 [55] 74 µm; W 68 [78] 104 µm; PL up to 4 µm.

Remarks. *Cyclonephelium hirtellum* differs from *Cyclonephelium distinctum* in being more densely covered by shorter spines. The trabeculate condition exhibited by the processes of *Cyclonephelium vannophorum* differentiates it from this species. *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIoud, 1969) BELOW, 1981 incorporate Areoligeracean cysts with short processes with varying lengths according to the authors, between 1–2 µm (MILLIoud, 1969), 1–3 µm (BELOW, 1981) and 2.4–4 µm (YUN, 1981). The Spanish material show processes of variable lengths, which are included in the range previously described for *Cyclonephelium hirtellum* and *Cyclonephelium brevispinatum* (MILLIoud, 1969) BELOW, 1981. For this reason, the latter name is considered here as a synonym of *Cyclonephelium hirtellum*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (JARVIS *et al.*, 1988a), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (COURTINAT, 1993), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (BELOW, 1981, 1984; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (COURTINAT, 1993), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Cyclonephelium hirtellum* has been previously described in Aptian–Albian material from the Bay of Biscay by DAVEY (1979).

Occurrence within the studied material. Puentedey (21 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (13 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (3 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (7 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Cyclonephelium vannophorum DAVEY, 1969

Plate 6, Fig. 6

Selected synonymy :

1969a *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY, p. 168, 170, pl. 9, fig. 3; pl. 11, figs. 11-12; text-fig. 16E.

1972 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; HABIB, p. 368, pl. 16, fig. 5.

1975 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; WILLIAMS, pl. 2, fig. 6.

1978 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; WILLIAMS, p. 790, pl. 4, fig. 2.

1979 *Cyclonephelium* cf. *vannophorum* DAVEY; FAUCONNIER, p. 16, pl. 5, figs. 6-7.

1981 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.

1981 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BELOW, p. 16, pl. 9, fig. 1, pl. 12, fig. 12; pl. 15, fig. 23.

1981 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; HASENBOEHLER, p. 121, pl. 18, figs. 6-8.

1982 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; HASENBOEHLER & BERTHOU, p. 772.

1982 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; ROBASZYSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149; 172-173.

1982 *Cyclonephelium* cf. *vannophorum* DAVEY; ROBASZYSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.

1983 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; SINGH, p. 117, pl. 40, figs. 2-5.

- 1984 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BELOW, p. 633.
 1985 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BATTEN & UWINS, pl. 63, fig. 8.
 1986 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
 1988 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BATTEN & MARSHALL, p. 95-96.
 1988 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.25.
 1988 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 37, fig. 10; pl. 39, fig. 1; pl. 40, fig. 7.
 1990 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1990 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
 1991 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BATTEN & MARSHALL, p. 107.
 1993 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BEGOUEN, pl. 3, fig. 2.
 1993 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BLOCH, SCHRÖDER-ADAMS, LECKIE, MCINTYRE, CRAIG & STANILAND, p. 338.
 1995 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25, pl. 7, fig. 6.
 2003 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2000 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; DODSWORTH, p. 74.
 2002 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; IBRAHIM, p. 778, fig. 9e.
 2007b *Circulodinium distinctum* (DEFLANDRE & COOKSON) JANSONIUS; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 7.
 2007b *Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, RODRÍGUEZ-LÓPEZ, BARRÓN & MELÉNDEZ, pl. 2, fig. 9.
 ? 2008 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 9.
 2009 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 26, pl. 3, fig. e.
 2010 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.5.
 2011 *Cyclonephelium vannophorum* DAVEY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Shell subcircular in outline, with slight apical prominence and one or two reduced antapical horns. Shell wall coarsely granular with areas devoid of processes of moderate size. Processes numerous, short, solid of irregular shape and often confluent distally. Apical archeopyle with zig-zag margin." (DAVEY, 1969a, p. 168)

Dimensions of the type. L (including operculum) 65 µm; W 62 µm; PL up to 8 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Dorsoventrally compressed cysts with sulcal notch offset to the left. Acavate, proximochorate. Processes of medium length and distally connected.

Dimensions of the studied material. One specimen measured: L (excluding operculum) 86 µm; W 94 µm; PL 12 µm.

Remarks. *Cyclonephelium vannophorum* differs from *Cyclonephelium distinctum* and *Cyclonephelium hirtellum* in having distally connected processes. The processes of *Cyclonephelium compactum* does not show the trabeculate condition than those of *Cyclonephelium vannophorum*. The specimens here attributed to *Cyclonephelium vannophorum* are broadly similar to those of the type material, described by DAVEY (1969a). However, the present forms differ in being less densely covered by processes than the English type material.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY, 1969a; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; BLOCH *et al.*, 1993; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), western North Atlantic (HABIB, 1972), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981, 1984; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981; ROBASZYNSKI *et al.*, 1982), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (UWINS & BATTEN, 227; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Cyclonephelium vannophorum* has been previously described in Tithonian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), upper Barremian/lower Aptian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986) and Aptian–Albian (PEYROT *et al.*, 2007b) material from Spain and Albian–Cenomanian material from Portugal (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (20 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (2 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone; Tamajón (7 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone.

Suborder **Ceratiineae** FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Family **Ceratiaceae** WILLEY & HICKSON, 1909

Genus *Odontochitina* DEFLANDRE, 1937 emend. NÚÑEZ-BETELU & HILLS, 1998

Type. *Odontochitina silicorum* DEFLANDRE, 1937, p. 95, pl. 18, figs. 8-13. (basionym)

Odontochitina costata ALBERTI, 1961

Plate 6, Figs. 5–8

Selected synonymy :

1961 *Odontochitina costata* ALBERTI, 1961, p. 31, pl. 6, figs. 10-13.

1962 *Odontochitina striatoperforata* COOKSON & EISENACK, p. 490, pl. 3, figs. 14-19.

1964 *Odontochitina* cf. *striatoperforata* COOKSON & EISENACK; COOKSON & HUGHES, p. 52, pl. 11, fig. 9.

1967 *Odontochitina costata* ALBERTI; CLARKE & VERDIER, p. 58, pl. 13, figs. 4-6.

1970 *Odontochitina costata* ALBERTI; DAVEY, p. 355, pl. 4, figs. 8-9; pl. 5, fig. 3.

1973 *Odontochitina costata* ALBERTI; DAVEY & VERDIER, p. 198.

1974 *Odontochitina costata* ALBERTI; FOUCHER, p. 146.

1974 *Odontochitina costata* ALBERTI; RIEGEL, p. 349.

1975 *Odontochitina striatoperforata* COOKSON & EISENACK; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.

1975 *Odontochitina costata* ALBERTI; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6.

1975 *Odontochitina costata* ALBERTI; VERDIER, p. 194.

1975 *Odontochitina costata* ALBERTI; WILLIAMS, tab.

1975 *Odontochitina striatoperforata* COOKSON & EISENACK; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 11, pl. 1, figs. 8, 12.

1976 *Odontochitina costata* ALBERTI; FOUCHER, p. 8.

1978 *Odontochitina costata* ALBERTI; WILLIAMS, p. 790.

1979a *Odontochitina costata* ALBERTI; FOUCHER, p. 194.

1980 *Odontochitina costata* ALBERTI; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.

1982 *Odontochitina costata* ALBERTI; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.

1984 *Odontochitina costata* ALBERTI; MASURE, p. 95.

1987 *Odontochitina costata* ALBERTI; TOCHER & JARVIS, p. 166, pl. 9.1, fig. 4.

1988a *Odontochitina costata* ALBERTI; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.

1988b *Odontochitina costata* ALBERTI; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 24, fig. j.

- 1988 *Odontochitina costata* ALBERTI; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988 *Odontochitina costata* ALBERTI; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1988 *Odontochitina costata* ALBERTI; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 5.
 1989 *Odontochitina costata* ALBERTI; AURISANO, p. 153.
 1990 *Odontochitina costata* ALBERTI; PRÖSSL, p. 139, pl. 18, fig. 2.
 1991 *Odontochitina costata* ALBERTI emend. CLARKE & VERDIER; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Odontochitina costata* ALBERTI; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 1, fig. 5.
 1992 *Odontochitina costata* ALBERTI; DUANE, p. 181, pl. 15, figs. 1-3.
 1992 *Odontochitina costata* ALBERTI; SRIVASTAVA, p. 208, 212, pl. 19, figs. 3-6.
 1993 *Odontochitina costata* ALBERTI; BEGOUEN, pl. 6, fig. 4.
 1993 *Odontochitina costata* ALBERTI; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Odontochitina costata* ALBERTI; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Odontochitina costata* ALBERTI; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Odontochitina costata* ALBERTI; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 6.
 1995 *Odontochitina costata* ALBERTI; FITZPATRICK, p. 765, fig. 9b.
 1995 *Odontochitina costata* ALBERTI; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 13.
 1995 *Odontochitina costata* ALBERTI; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24, pl. 8, fig. 2.
 1996 *Odontochitina costata* ALBERTI; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Odontochitina costata* ALBERTI; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Odontochitina costata* ALBERTI; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Odontochitina costata* ALBERTI; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1998 *Odontochitina costata* ALBERTI; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Odontochitina costata* ALBERTI; MAO & LAMOLDA, p. 285.
 1999 *Odontochitina costata* ALBERTI; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 2000 *Odontochitina costata* ALBERTI; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Odontochitina costata* ALBERTI; PEARCE, p. 133, pl. 10, fig. 8.
 2003 *Odontochitina costata* ALBERTI; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Odontochitina costata* ALBERTI; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
 2009 *Odontochitina costata* ALBERTI; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 46, pl. 7, fig. i.
 2009 *Odontochitina costata* ALBERTI; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Odontochitina costata* ALBERTI; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.13.
 2011 *Odontochitina costata* ALBERTI; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Zentralkörper annähernd oval, Epithek mehr konisch als die Hypothek, gelegentlich fast dreieckig. Mit einem sehr langen, apikalen Hornfortsatz, der sich in etwa seiner halben Länge zu einem dünnen, gewundenen, geisselelartigen ‘Faden’ auszieht. Antapikalhörner annähernd gleich lang, kürzer als der apikale Hornfortsatz. Oberfläche der hornartigen Fortsätze mit langen, in Richtung der Längsachse \pm parallellaufenden feinen Rippen.” (ALBERTI, 1961, p. 31)

Dimensions of the type. L (total) 522 μm ; CB L 88 μm ; W 70 μm ; AH 324 μm ; AAH 103 and 110 μm .

Material of the original description. Cenomanian, Germany.

Description of the studied material. Gonyaulacalean cysts, proximate, with one apical, one antapical and one right lateral postcingular horns. Central body subspheroidal. Cornucavate, atabulate, with elongate perforations on the horns and, sometimes faint striations. Archeopyle apical, with formula $A_{(1-4)}$, operculum free.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: W (endocyst) 38 [50] 62 μm .

Remarks. *Odontochitina costata* differs from *Odontochitina operculata* in having horns with longitudinally elongated perforations and striae. These morphological features intergrade

between the two species. When perforations were aligned according to a clearly defined longitudinal pattern, the specimens were attributed to the former taxon.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (COOKSON & HUGHES, 1964; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1970; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994a, 1995, 1996; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (ALBERTI, 1961; PRÖSSL, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (DAVEY, 1970; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b, 1995; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (ALBERTI, 1961; PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (MASURE, 1984; THUROW *et al.*, 1988) and probable Senonian material (RIEGEL, 1974).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (3 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (1 specimen): *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Condemios (4 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Odontochitina operculata (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955
Plate 6, Figs. 4-7

Selected synonymy :

- 1933b *Ceratium* subgenus *Euceratium operculatum* WETZEL, p. 170, pl. 2, figs. 21-22; text-fig. 3.
- 1937 *Odontochitina silicorum* DEFLANDRE, p. 95, pl. 18, figs. 8-13.
- 1948 *Palaeoceratium operculatum* (WETZEL) WETZEL, p. 329.
- 1955 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON, 1955, p. 291-292.
- 1961 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; ALBERTI, p. 30, pl. 6, figs. 6-9.
- 1963 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; GÓRKA, p. 35, pl. 4, figs. 1-5.
- 1964 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; SERPAGLI, p. 103, pl. 19, figs. 4-5.
- 1966b *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; SARJEANT, p. 208, pl. 21, fig. 2.
- 1967 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; CLARKE & VERDIER, p. 59, pl. 13, figs. 1, 7.
- 1970 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; DAVEY, p. 355, pl. 4, fig. 7; pl. 5, fig. 2.
- 1973 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; FOUCHER, p. 146.
- 1975 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6, pl. 4, fig. 7.
- 1975 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; WILLIAMS, pl. 5, fig. 14.
- 1976 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; FOUCHER, p. 8.
- 1977 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; HABIB, p. 344.
- 1978 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; WILLIAMS, p. 790.
- 1979 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; FAUCONNIER, p. 18.

- 1979a *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, 139, fig. 7d.
- 1980 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; HERNGREEN, p. 26, pl. 1, fig. 8.
- 1980 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BELOW, p. 17-18, text-fig. 9.
- 1981 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; HASENBOEHLER, p. 126, pl. 20, fig. 1.
- 1982 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1984 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BELOW, p. 634, pl. 7, fig. 3.
- 1985 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BATTEN & UWINS, pl. 64, fig. 3.
- 1985 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; FAUCONNIER, p. 658.
- 1985 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; FECHNER, p. 115.
- 1986 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127.
- 1987 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 166.
- 1988 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; DRUGG & HABIB, p. 431.
- 1988a *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988b *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57 pl. 24, fig. i.
- 1988 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1988 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.27.
- 1988 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; UWINS & BATTEN, p. 226, pl. 37, fig. 12, pl. 38, fig. 13; pl. 39, fig. 20.
- 1989 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; AURISANO, p. 153.
- 1990 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1990 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BERTHOU & LEEREVELD, p. 336.
- 1990 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PRÖSSL, p. 139, pl. 16, fig. 5.
- 1990 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SVOBODOVÁ, p. 294.
- 1991 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
- 1991 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 1, fig. 7.
- 1992 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; COSTA & DAVEY, pl. 3.3, fig. 3; pl. 3.10, fig. 9.
- 1992 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; DUANE, p. 182-183, pl. 15, fig. 4; pl. 16, figs. 1-2.
- 1992 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SRIVASTAVA, p. 212, pl. 19, fig. 7.
- 1993 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BEGOUEN, pl. 6, figs. 5-6.
- 1993 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; COURTINAT, p. 253.
- 1994 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994a *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 13.
- 1994b *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 8.
- 1995 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; FECHNER, p. 134.
- 1995 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; FITZPATRICK, p. 765, figs. 9a.
- 1995 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; HOEDEMAEKER & LEEREVELD, p. 223.
- 1995 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 11.
- 1995 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SCHRANK & IBRAHIM, p. 24.
- 1996 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; DODSWORTH, p. 60.
- 1996 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; FITZPATRICK, p. 284.
- 1996 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; TOCHER & JARVIS, p. 65.
- 1996 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; LI & HABIB, p. 22.
- 1997b *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; LEEREVELD, p. 443, fig. 11i.
- 1997 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SVOBODOVÁ, p. 143.
- 1998 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241, pl. 5, fig. 16.
- 1998 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŽAGORSEK, p. 97.
- 1998 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; MAO & LAMOLDA, p. 276, pl. 5, fig. 13; pl. 9, fig. 14.
- 1999 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 1999 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; LAMOLDA & MAO, p. 80.

- 1999 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; SKUPIEN, p. 7.
 2000 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PEARCE, p. 133, pl. 10, fig. 9.
 2002 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; IBRAHIM, p. 778.
 2002 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; MAHMOUD & MOAWAD, p. 131, pl. 2, fig. 4.
 2003 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301, pl. 2, fig. 3.
 2005 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
 2006 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; ŽITT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŽÁGORSEK, p. 69.
 2008 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 6.
 2009 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Odontochitina operculata* (WETZEL) DEFLANDRE & COOKSON; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 12g-12h.

Original diagnosis. “Mittelkörper ziemlich rund. Die drei langen spitzen Hörner entspringen daraus paarweise um 120° voneinander entfernt. Eines (Apikalthorn ?) ist am Ende geitsseltartig umgebogen. Bei einigen Exemplaren ist ein Horn mit seinem unteren (scheibenförmigen ?) Teil vom Mittelkörper gelöst, so dass sich eine runde Öffnung an Stelle des gehörnten ‘Deckels’ zeigt. In einem Falle scheint dagegen der Panzer des Mittelkörpers ziemlich unabhängig von der Hörnerbasis eingerissen zu sein. Lage der Gürtelfurche und Panzerung undeutlich. - Farbe dunkelbraun.” (WETZEL, 1933b, p. 170)

Dimensions of the type. L (total) 210 µm; CB L 52 µm; W 44 µm; lengths of unspecified horns 102, 88 and 51 µm.

Material of the original description. Cenomanian, Germany.

Description of the studied material. Gonyaulacalean cysts, proximate, with one apical, one antapical and one right lateral postcingular horns. Central body subspheroidal. Cornucavate, atabulate, without ornamentation. Archeopyle apical, with formula $A_{(1-4)}$, operculum free.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: 42 µm.

Remarks. Specimens diversely perforated were recorded in the studied material. The specimens showing perforations not arranged according a distinct and clearly defined longitudinal pattern were attributed to *Odontochitina operculata*.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (SARJEANT, 1966b; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1970; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994a, 1995, 1996; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (ALBERTI, 1961; PRÖSSL, 1990; FECHNER, 1995), Bohemian Basin (GÓRKA, 1963; SVOBODOVÁ, 1997; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITT *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999; ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (DAVEY, 1970; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), western and eastern North Atlantic

(HABIB, 1977; FAUCONNIER, 1975), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981; UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; IBRAHIM, 2002; MAHMOUD & MOAWAD, 2002).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b, 1995; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin and North Sea Basin (ALBERTI, 1961; PRÖSSL, 1990; COSTA & DAVEY, 1992), Bohemian Basin (GÓRKA, 1963; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITĚL *et al.*, 2006), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), northern Tethys (SERPAGLI, 1964), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), north of Africa (BELOW, 1984; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (HOEDEMAEKER & LEEREVELD, 1995; LEEREVELD, 1997b), Aptian (DAVEY, 1979; BERTHOU & LEEREVELD, 1990), late Aptian/early Albian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HERNGREEN, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008).

Occurrence within the studied material. Puentedey (24 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (12 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (32 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (13 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Xenascus* COOKSON & EISENACK, 1969 emend. STOVER & HELBY, 1987

Type. *Xenascus australensis* COOKSON & EISENACK, 1969, p. 7, figs. 1 I-K.

Xenascus ceratioides (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973

Plate 6, Figs. 9–10

Selected synonymy :

- 1937 *Hystrichosphaera ceratioides* DEFLANDRE, p. 66-67, pl. 12, figs. 7-8.
- 1967 *Pseudoceratium ceratioides* (DEFLANDRE) CLARKE & VERDIER, p. 60.
- 1970 *Spiniferites ceratioides* (DEFLANDRE) SARJEANT, p. 76.
- 1971 *Phoberocysta ceratioides* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER, p. 26.
- 1973 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS, p. 144.
- 1973 *Phoberocysta ceratioides* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Phoberocysta ceratioides* (DEFLANDRE) DAVEY & VERDIER; FOUCHER, p. 144, pl. 10, figs. 1-2.
- 1975 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 7.
- 1975 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; WILLIAMS, pl. 6, fig. 17.
- 1976 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER, p. 9.
- 1978 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; WILLIAMS, p. 790.
- 1979 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 21.
- 1979a *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 139, fig. 3f.
- 1980 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-

JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.

1981 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.

1981 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; HASENBOEHLER, p. 130, pl. 22, fig. 6.

1982 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.

1982 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.

1984 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BELOW, p. 635, pl. 10, figs. 9-12.

1984 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; MASURE, p. 95.

1985 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BATTEN & UWINS, pl. 64, figs. 1-2.

1987 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 166.

1988a *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.

1988b *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.

1988 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.

1988 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 6.

1989 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; AURISANO, p. 174, pl. 3, fig. 8; pl. 4, fig. 7.

1990 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.

1991 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 1, fig. 6.

1991 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PRÖSSL, p. 141.

1992 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; COSTA & DAVEY, pl. 3.11, fig. 8.

1992 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 227, pl. 30, fig. 1.

1993 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BEGOUEN, pl. 9, fig. 1.

1994a *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.

1994b *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 3, fig. 4.

1995 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 765.

1995 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 104.

1996 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 284.

1996 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; LI & HABIB, p. 23.

1996 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 65.

1998 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 276, pl. 3, fig. 1; pl. 9, fig. 15.

1999 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 81.

1999 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 199.

2000 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, p. 134, pl. 18, fig. 8.

2000 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; IBRAHIM, p. 778, fig. 9a.

2003 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301, pl. 2, fig. 11.

2005 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.

2006 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŽÁGORSEK, p. 69.

2008 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 6, fig. 8.

2009 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 67, fig. 6b.

2009 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.

2010 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE) LENTIN & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 11i-11j.

Original description. “Cette espèce diffère profondément des précédentes et j’ai quelque peu hésité sur sa position générique, laquelle est peut-être provisoire. Toutefois, elle présente avec elles un caractère commun, la présence du système équatorial de plaques allongées. Il existe aussi un certain nombre d’appendices fourchus, malheureusement, brisés en partie sur le meilleur exemplaire représenté ici. Rien ne me permettant de distinguer les pôles de l’organisme, je l’orienterai arbitrairement. La partie supérieure porte un cône épais, accompagné de plusieurs autres expansions, alors que le pôle opposé porte une seule come, puissante et allongée, laquelle semble facilement détachable, puisqu’elle manque au second exemplaire, au paratype. Une corne subcylindrique fourchue, située à la partie antérieure, se retrouve aussi chez les deux

exemplaires. Plusieurs épines et cornes sont disposées autour de l'équateur et à divers endroits de la coque. Comme on le voit sur la figure, la partie postérieure montre des sutures qui limitent un système de plaques." (DEFLANDRE, 1937, p. 66–67)

Dimensions of the type. L (total) 172 µm; W 40 µm.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Cornucavate, proximochorate cysts with one apical, one antapical and one lateral horns on the pericyst. Periphragm with non-tabular ornamentation consisting of variable processes or protrusions. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Five specimens measured: W (endocyst) 34 [42] 49 µm.

Remarks. *Xenascus ceratioides* differs from *Xenascus plotei* BELOW, 1981 in having a much complex ornamentation including longer branched spines. Although relatively abundant in all the studied sections, the forms herein described as *Xenascus ceratioides* were commonly poorly preserved and/or degraded due to processing involving oxidative treatments. For this reason, the assignment of poorly ornamented specimens to the species *Xenascus plotei* BELOW, 1981 was ruled out.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; FOUCHER, 1979a; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b, 1995; JARVIS *et al.*, 1988a; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Bohemian Basin (ŽITĚL *et al.*, 2006), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (IBRAHIM, 2002).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albian (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; MASURE, 1984; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008), Turonian (MASURE, 1984; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (72 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (95 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condemios (120 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Tamajón (108 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Suborder **Gonyodomineae** FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Family **Gonyodomaceae** LINDEMANN, 1928

Subfamily **Pyrodinioideae** FENSOME, TAYLOR, NORRIS, SARJEANT, WHARTON & WILLIAMS, 1993

Genus *Dinopterygium* DEFLANDRE, 1935 emend. FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009

Type. Dinopterygium cladoides DEFLANDRE, 1935, p.231, pl. 8, Fig. 6.

Dinopterygium alatum (COOKSON & EISENACK, 1962) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE 2009

Plate 6, Figs. 11–12

Selected synonymy :

- 1962 *Hystriochodinium alatum* COOKSON & EISENACK, p. 487-488, pl. 2, figs. 1-4.
- 1964 *Hystriochodinium alatum* COOKSON & EISENACK; COOKSON & HUGHES, p. 43, pl. 5, fig. 12-13.
- 1966a *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT, p. 147, pl. 16, fig. 11.
- 1967 *Pyramidium alatum* (COOKSON & EISENACK) CLARKE & VERDIER, p. 40, pl. 6, figs. 5-6.
- 1970 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DAVEY, p. 337, pl. 1, figs. 1-2.
- 1973 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FOUCHER, p. 132.
- 1975 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; WILLIAMS & BRIDEAUX, p. 12; pl. 4, fig. 3.
- 1978 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; WILLIAMS, p. 790, pl. 8, fig. 8.
- 1979 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FAUCONNIER, p. 21, pl. 11, figs. 11-12.
- 1979a *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, fig. 7a.
- 1980 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Oodnadattia* cf. *alata* (COOKSON & EISENACK) BELOW, p. 107, pl. 3, fig. 6.
- 1981 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; HASENBOEHLER, p. 131, pl. 22, figs. 7, 10-11.
- 1982 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772, pl. 1, fig. 1.
- 1982 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173, pl. 15, fig. 5.
- 1984 *Oodnadattia alata* (COOKSON & EISENACK) BELOW; BELOW, p. 634, pl. 8, figs. 1-2.
- 1984 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; MASURE, p. 95.
- 1985 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BATTEN & UWINS, pl. 65, fig. 9.
- 1985 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FECHNER, p. 115, pl. 3, figs. 15-16.
- 1986 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BERTHOU & LEEREVELD, p. 127, pl. 2, figs. 1-2.
- 1987 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; TOCHER & JARVIS, p. 166.
- 1988 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1988 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.2.
- 1988 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 40, fig. 10.
- 1991 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
- 1991 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 3, fig. 7.
- 1991 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; PRÖSSL, p. 141, pl. 14, fig. 4.
- 1992 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; COSTA & DAVEY, pl. 3.11, fig. 2.
- 1992 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DUANE, p. 171, pl. 23, figs. 3-4.
- 1992 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; SRIVASTAVA, p. 229, pl. 30, figs. 2-3.
- 1993 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; BEGOUEN, pl. 9, fig. 4.
- 1993 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; COURTINAT, p. 253.
- 1994 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
- 1994b *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; TOCHER & JARVIS, p. 22.
- 1995 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FITZPATRICK, p. 765.
- 1996 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DODSWORTH, p. 61.

- 1996 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; LI & HABIB, p. 23.
 1996 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1998 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; MAO & LAMOLDA, p. 286, pl. 7, figs. 6, 8.
 1999 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; LAMOLDA & MAO, p. 81.
 1999 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; SKUPIEN, p. 7, pl. 2, fig. 10.
 2000 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; PEARCE, p. 140, pl. 18, fig. 11.
 2003 *Xiphophoridium alatum* (COOKSON & EISENACK) SARJEANT; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2009 *Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 28, pl. 3, fig. 1, text-fig. 4.
 2009 *Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "Shell oval to nearly globular, divided equally by a slightly helicoid girdle. Shell membrane thin, two-layered, outer membrane forming conspicuous wings at apex, antapex, and about the girdle, in which regions it is prolonged into a relatively large number of hollow tapering processes which are arranged in well-defined whorls. Shell tabulated, with pre- and postequatorial plates and apparently one antapical plate; otherwise the tabulation could not be determined. The surface of the plate is ornamented with minute tubercular thickenings which taper to sharp points." (DEFLANDRE & COOKSON, 1962, p. 487–488)

Dimensions of the type. L (total) 125 µm; W (total) 96 µm; CB L 70 µm; CB W 52 µm.

Material of the original description. Albian, Australia.

Description of the studied material. Chorate cyst, with a spheroidal to ovoidal central body. Cavate with a reduced pericoel. Paratabular ornamentation consisting in sutural crests surmounted by spiny extensions. Plate surface ornamented by small tubercles. Complex archaeopyle, partially detached operculum observed.

Dimensions. Two specimens measured: L 48–56 µm; W 47–57 µm; PL 11–20 µm.

Remarks. *Dinopterygium alatum* differs from *Dinopterygium cladoides* in having sutural crests surmounted by spines. The specimens recorded in the studied material are smaller than the type material (52 x 52 µm rather than 70 x 52 µm) described by COOKSON & EISENACK (1962).

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (SARJEANT, 1966a; CLARKE & VERDIER, 1967; COOKSON & HUGHES, 1964; DAVEY, 1970; VERDIER, 1975; FOUCHER, 1979a; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; TOCHER & JARVIS, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (SKUPIEN, 1999), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981, 1984).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*,

2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & McINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north of Africa (UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Aptian (DAVEY, 1979), late Aptian/early Albian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; MASURE, 1984; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999), Turonian (MASURE, 1984; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (1 specimen): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Fuentetoba (4 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Condemios (1 specimen): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Dinopterygium cladoides DEFLANDRE, 1935

Plate 7, Figs. 1-2

Selected synonymy :

- 1935 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE, p. 231, pl. 8, fig. 6.
- 1960a *Toolongia medusoides* COOKSON & EISENACK, p. 14, pl. 3, figs. 11-12.
- 1967 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; CLARKE & VERDIER, p. 36, pl. 6, fig. 4.
- 1973 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; DAVEY & VERDIER, p. 178.
- 1974 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 121, pl. 1, figs. 3-5.
- 1975 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; WILLIAMS, tab.
- 1978 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK), STOVER & EVITT, p. 205.
- 1979 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FAUCONNIER, p. 15, pl. 6, figs. 1-2.
- 1979a *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131, fig. 7e.
- 1980 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1980 *Dinopterygium cf. cladoides* DEFLANDRE; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1981 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; HASENBOEHLER, p. 143, pl. 27, figs. 5-10.
- 1981 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; MORON, p. 255, pl. 19, fig. 16.
- 1982 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772, pl. 1, fig. 6.
- 1985 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FECHNER, p. 116-117, pl. 1, figs. 4, 8; text-fig. 3.
- 1988 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1990 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1991 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
- 1991 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 2, fig. 3.
- 1991 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; PRÖSSL, p. 137, pl. 13, fig. 14.
- 1992 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; COSTA & DAVEY, pl. 3.10, fig. 4.
- 1992 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; DUANE, p. 98, pl. 7, fig. 2.
- 1992 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; SRIVASTAVA, p. 182, pl. 9, figs. 1-8.
- 1992 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK) STOVER & EVITT; DUANE, p. 98-99, pl. 7, fig. 3.
- 1994 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK) STOVER & EVITT; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1995 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 765.
- 1995 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK) STOVER & EVITT; FITZPATRICK, p. 765.
- 1996 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; DODSWORTH, p. 60.
- 1996 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 284.
- 1996 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK) STOVER & EVITT; FITZPATRICK, p. 284.

- 2000 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; DODSWORTH, p. 74.
 2003 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2000 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; PEARCE, p. 134, pl. 4, fig. 12.
 2000 *Dinopterygium medusoides* (COOKSON & EISENACK) STOVER & EVITT; PEARCE, p. 134, pl. 5, fig. 2.
 2002 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; IBRAHIM, p. 778.
 2009 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 11.1.
 2011 *Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “Le profil tel qui se présente sur la fig. rappelle celui de certains casques moyenageux. Son sillon, orné de grosses ponctuations, est encadré par deux larges expansions aliformes. L’un des pôles de la thèque porte un système compliqué de fines membranes, plissées dans ce fossile, assez analogues à celles de pas mal d’*Ornithocercaceae* (*Ornithocercus*, *Histioneis*) et rappelant aussi celle de plusieurs *Hystrichosphaeridae*. ” (DEFLANDRE, 1935, p. 231)

Dimensions of the type. not specified.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Prochimochorate cysts with spheroidal to subspheroidal central body. Parasutural septa well developed. Surface of the autophragm smooth to finely granular. Archaeopyle, not always differentiated. Only specimens with an apical archaeopyle of type A₍₁₋₄₎ were observed.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L (only for one specimen, excluding apical plates) 60 µm; W 30–53 µm; crest 6 µm.

Remarks. In the present material, the parasutural crests from the antapical plates are larger. This morphological characteristic, useful to orientate the specimens, is also showed by the type material figured as a sketch by DEFLANDRE (1935, pl. 8, fig. 6).

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FAUCONNIER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975), north of Africa (IBRAHIM, 2002).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1979a; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Turonian (MORON, 1981).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (3 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone, *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (1 specimen):

Mammites nodosoides Zone; Condernios (5 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciliatus* Zone.

Genus *Hystrichosphaeridium* DEFLANDRE, 1937 emend. DAVEY & WILLIAMS, 1966

Type. *Xanthidium tubiferum* EHRENBERG, 1938, pl. 1, fig. 16 (basionym).

Hystrichosphaeridium recurvatum (WHITE, 1842) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940

Hystrichosphaeridium recurvatum (WHITE, 1842) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940 subspecies
recurvatum (autonym)

Plate 7, Figs. 3–5

Selected synonymy :

- 1842 *Xanthidium tubiferum* var. *recurvatum* WHITE, p. 39, pl. 4, fig. 12.
- 1842 *Xanthidium tubiferum* var. *palmaforme* WHITE, p. 39, pl. 4, fig. 12.
- 1842 *Xanthidium tubiferum* var. *palmatum* WHITE, p. 39-40, pl. 4, fig. 12.
- 1848 *Xanthidium palmatum* (WHITE) BRONN, p. 1375.
- 1854 *Spiniferites palmatus* (WHITE) MANTELL, 1854, p. 251.
- 1940 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940, p. B221-B222.
- 1965 *Hystrichosphaeridium palmatum* (WHITE) DOWNIE & SARJEANT, p.121 (illegitimate combination).
- 1965 *Cordosphaeridium palmatum* (WHITE) DE CONINCK, p.32
- 1973 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; FOUCHER, p. 135 pl. 4, figs. 10-12.
- 1975 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.
- 1977 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; FOUCHER & ROBASZYNSKI, p. 26.
- 1979 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; FAUCONNIER, p. 17.
- 1989 *Hystrichosphaeridium duplum* LENTIN & WILLIAMS, p. 181 (illegitimate combination).
- 1990 *Hystrichosphaeridium "recurvatum"* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 9.
- 1991 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 4, fig. 3.
- 1993 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, p. 253.
- 1996 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) LEJEUNE-CARPENTIER; LI & HABIB, p. 22.
- 1997a *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 410.
- 1997b *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 442.
- 2003 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 145.
- 2010 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Hystrichosphaeridium recurvatum* (WHITE) DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Emended description. “La coque de *H. recurvatum* est d’ordinaire plus nettement ellipsoïde que celle de *H. tubiferum*. Elle est un peu plus petite; le grand diamètre de nos spécimens mesure de 25 à 33 μ environ. Les tubes, tous sensiblement de même calibre, atteignent une longueur dépassant ce grand diamètre. Le socle qui les porte n’est pas très large, mais, sur la plupart de nos exemplaires, fort bombé, à contour arrondi. Vers leur partie distale, les tubes s’amincissent régulièrement, puis deviennent à peu près cylindriques. L’extrémité qui n’est pas élargie et dont les parois ne sont pas étalées, porte une rosette de petits prolongements spiniformes, très nets et se recourbant tous semblablement, vers le tube. Le nombre total de tubes, d’après nos meilleures pièces, est de 30 environ.” (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940, p. B221)

Dimensions of the type. Diameter 25–33 μ m.

Material from the emended description. Cretaceous, Belgium.

Description of the studied material. Chorate cysts with spheroidal to subspheroidal central body.

Acavate. Processes mesotabular, present on all latitudinal series of paraplates including most sulcals. Processes commonly cylindrical, generally open and normally expanded distally. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Remarks. *Hystrichosphaeridium recurvatum* differs from *Hystrichosphaeridium tubiferum* (EHRENBERG, 1838) DEFLANDRE, 1937 emend. DAVEY & WILLIAMS, 1966 and *Hystrichosphaeridium salpingophorum* (DEFLANDRE, 1935 ex DEFLANDRE, 1937) DAVEY & WILLIAMS, 1966 in having slender processes, with distinct distal aculeate tips. On the contrary, the latter species show processes, distally flared with denticulate margins. *Hystrichosphaeridium bowerbankii* DAVEY & WILLIAMS, 1966 is easily distinguished by a characteristic elongate central body.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: L 26 [28] 31 µm; PL 14 [18] 22 µm.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (FAUCONNIER, 1979; AZÉMA *et al.*, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1974; FOUCHER & ROBASYNSKI, 1977), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Hystrichosphaeridium recurvatum* has not been recorded in Cenomanian-Turonian material. This species has been repeatedly described in Lower Cretaceous rocks of Valanginian (LEEREVELD, 1997a), Hauterivian (LEEREVELD, 1997b), Barremian (BERTHOU & LEEREVELD, 1986; LEEREVELD, 1997b) and late Albian ages (DAVEY, 1979). The material of this study represents the first Upper Cretaceous record from the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puentevedey (9 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (1 specimen): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone; Condernios (4 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Tamajón (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Suborder **uncertain**

Family **uncertain**

Genus *Cassiculosphaeridia* DAVEY, 1969

Type. *Cassiculosphaeridia reticulata*, DAVEY, 1969a, p. 142, pl. 3, fig. 7; pl. 4, fig. 3

Remarks. As noted by SLIMANI (1994), *Cassiculosphaeridia* differs from *Valensiella* in lacking a well defined pericoel and periphragm. The opinion of COURTINAT (1989), who considered *Valensiella* to be a senior synonym of *Cassiculosphaeridia*, has not been followed. The zigzag margin of the archaeopyle distinguishes *Cassiculosphaeridia* from the acritarch genus *Palaeostomocystis*.

Cassiculosphaeridia reticulata DAVEY, 1969

Plate 7, Figs. 6–7

Selected synonymy :

1969a *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY, p. 142, pl. 3, fig. 7; pl. 4, fig. 3.

1974 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FOUCHER, p. 142, pl. 5, figs. 9–11; pl. 7, figs. 1–2.

- 1977 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FOUCHER & ROBASZYNSKI, p. 25.
 1979 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; DAVEY, p. 553, pl. 2, fig. 3.
 1979 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FAUCONIER, p. 15.
 1979a *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FOUCHER, p. 194.
 1982 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
 1987 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1989 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT, p. 184.
 1990 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 9.
 1990 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; BERTHOU & LEEREVELD, p. 335.
 1991 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 4, fig. 6.
 1992 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; COSTA & DAVEY, pl. 3.7, fig. 3.
 1993 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; BEGOUEN, pl. 1, fig. 9.
 1993 *Cassiculosphaeridia* cf. *reticulata* DAVEY; COURTINAT, p. 253.
 1994a *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; TOCHER & JARVIS, p. 22.
 1995 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; FECHNER, p. 134, pl. 3, fig. 10, 14.
 1995 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; TOCHER & JARVIS, p. 104.
 1996 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1997b *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; LEEREVELD, p. 443, figs. 8l-m.
 1997 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; ŽITĚ, NEKVASILOVÁ, BOSÁK, SVOBODOVÁ, ŠTEPROKOVÁ-JÍROVÁ & STASSTNY, p. 144.
 1998 *Valensiella* cf. *reticulata* (DAVEY) COURTINAT; MAO & LAMOLDA, p. 282, pl. 3, fig. 16.
 1999 *Valensiella* cf. *reticulata* (DAVEY) COURTINAT; LAMOLDA & MAO, p. 81.
 2000 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; DODSWORTH, p. 75-76.
 2000 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; PEARCE, p. 140, pl. 18, fig. 4.
 2003 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2003 *Valensiella reticulata* (DAVEY) COURTINAT; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301, pl. 2, fig. 10.
 2009 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.12.
 2011 *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 12K-12L.

Original diagnosis. "Shell spherical to subspherical. Shell surface bearing low ridges, forming a coarse reticulation, from which arise fine membranous crests. Shell wall lightly to densely granular." (DAVEY, 1969a, p. 142)

Dimensions of the type. L 38 µm; W 38 µm; Height of the crests 4–6 µm .

Material of the original description. Cenomanian, France.

Description of the studied material. Prochimochorate gonyaulacalean cysts with spheroidal to subspheroidal central body. Autophragm with ridges that form an irregular reticulate pattern. Apical archaeopyle of type 4A@; operculum adherent.

Description of the studied material. Three specimens measured: L (including operculum) 24 [44] 55 µm; W 24 [43] 60 µm; PL 1 [3.7] 6.1 µm; Lumina: 3 [5.5] 7.2 µm; Muri: 0.9 [1.2] 1.4 µm.

Remarks. *Cassiculosphaeridia reticulata* differs from *Cassiculosphaeridia? tocheri* SCHIÖLER, 1993 and *Cassiculosphaeridia pygmaeus* STEVENS, 1987 in being smaller and having a thinner wall and finer reticulation. It differs from *Cassiculosphaeridia solida* RIDING & HELBY, 2001 and *Cassiculosphaeridia magna* DAVEY, 1974 in being smaller (width ranging from 24.4-60.4 µm in contrast to 72-89 µm and 68-92 µm for the respective type materials). Comparison with *Cassiculosphaeridia tunicata* HARDING, 1990 ex HARDING, 1998 is difficult since the latter, from the Late Hauterivian of

Germany, has only been described from SEM images. Nevertheless, according to the protologue, the periphragm of *Cassiculosphaeridia tunicata* HARDING, 1990 ex HARDING, 1998 is well defined and robust, characteristics that would clearly separate it from *Cassiculosphaeridia reticulata* HARDING, 1990 ex HARDING, 1998. Although the oxidation treatment may have damaged the delicate periphragm of the Spanish material (see HARDING, 1990), its relatively loose and thin nature indicates its assignment to *Cassiculosphaeridia reticulata*. In the studied material, only specimens with an adnate operculum were observed.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (FAUCONNIER, 1979; DAVEY, 1969a, FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; COURTINAT *et al.*, 1991; COURTINAT 1993; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Bohemian Basin (ŽITT *et al.*, 1997), Western Interior Seaway (DODSWORTH, 2000).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1974; FOUCHER & ROBASYNSKI, 1977; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b, 1995; FITZPATRICK 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003), Bohemian Basin (ŽITT *et al.*, 1997).

Previous records in the Iberian Peninsula. Tithonian–Berriasian (BERTHOU & LEEREVELD, 1990), Hauterivian–Barremian (LEEREVELD, 1997b), Aptian–Albian (DAVEY, 1979) and Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). *Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY, 1969 has not been previously recorded in Turonian or younger material from the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puente de (12 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciliatus* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (10 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciliatus* Zone; Tamajón (3 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Genus *Chlamydophorella* COOKSON & EISENACK, 1958 emend. DUXBURY, 1983

Type. *Chlamydophorella nyei* COOKSON & EISENACK, 1958, p. 56, pl. 11, figs. 1–3.

Remarks. DUXBURY (1983) emended the generic diagnosis to note the apical nature of its archaeopyle and the hollow to solid nature of the processes. The absence of a consistent apical autophragmal protuberance (i.e., horn) differentiates *Chlamydophorella* from *Gardodinium*.

More recently, ISLAM (1993) erected the genus *Sepispinula* to accommodate ‘proximochorate, biphragmal’ cysts having ‘periphragm’ (i.e., autophragm?) that gives rise to non-tabular, tubular and septate processes distally buccinate and “generally closed by a thin film”. ISLAM (1993) designated the species originally described as *Hystrichosphaeridium ancoriferum* by COOKSON & EISENACK (1960a) as the type of the newly defined genus. Although not specified in COOKSON & EISENACK’s original diagnosis, the septate nature of the hollow processes and holocavate (i.e., two-layered) condition of the wall were later confirmed by DAVEY *et al.* (1966b) and COOKSON & EISENACK (1968).

The synonymy of *Sepispinula* and *Chlamydophorella* has been suggested by SCHIÖLER & WILSON (1998), who considered *Sepispinula ancorifera* to be a junior synonym of *Chlamydophorella ambigua*. However, the septate condition of the processes of *Sepispinula* allows its distinction from *Chlamydophorella*.

Chlamydothorella ambigua (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987

Plate 7, Figs. 8a-d

Selected synonymy :

1937 *Micrhystridium ambigua* DEFLANDRE, p. 81, pl. 16, figs. 8-9.

1978 *Cleistosphaeridium ambiguum* (DEFLANDRE) JIABO, p. 60.

? 1981 *Polysphaeridium ambiguum* (DEFLANDRE) YUN, p. 44-45, pl. 3, fig. 16.

1987 *Chlamydothorella ambigua* (DEFLANDRE) STOVER & HELBY, p. 277, pl. 14, figs. A-D.

1990 *Dapsilidinium ambiguum* (DEFLANDRE) WHEELER & SARJEANT, p. 310-111.

? 1990 *Chlamydothorella ambigua* (DEFLANDRE) STOVER & HELBY; PRÖSSL, p. 136, pl. 11, fig. 5; pl. 13, fig. 6; pl. 18, fig. 7-8.

1994 *Gorgonisphaeridium ambiguum* (DEFLANDRE) SARJEANT & STANCLIFFE, p. 31.

? 1996 *Dapsilidinium ambiguum* (DEFLANDRE) WHEELER & SARJEANT; TOCHER & JARVIS, p. 64, pl. 2, fig. 13.

2000 *Dapsilidinium ambiguum ambiguum* (DEFLANDRE) WHEELER & SARJEANT; DODSWORTH, p. 74.

? 2000 *Dapsilidinium ambiguum* (DEFLANDRE) WHEELER & SARJEANT; PEARCE, p. 135, pl. 4, fig. 7.

2003 *Dapsilidinium ambiguum* (DEFLANDRE) WHEELER & SARJEANT; HARRIS & TOCHER, p. 144.

2004 *Sepispinula? ambigua* (DEFLANDRE) MASURE in FAUCONNIER & MASURE, p. 500.

2009 *Sepispinula? ambigua* (DEFLANDRE) MASURE; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.

2010 *Chlamydothorella ambigua* (DEFLANDRE) STOVER & HELBY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Chlamydothorella ambigua* (DEFLANDRE) STOVER & HELBY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 13a-13c.

Original description. “La coque, sensiblement sphérique, finement ponctuée, est hérissée de courts appendices radiants, fourchus. Les branches terminales de ces appendices sont normales à leur axe et recourbées parallèlement à la surface de la coque. Les appendices étant de taille égale, ou peu s’en faut, on a ainsi l’impression, surtout en examinant la coupe optique médiane, qu’un cercle imaginaire entoure la coque parallèlement à sa surface.” (DEFLANDRE, 1937, p. 81)

Dimensions of the type material. Diameter 20–22 µm; Diameter with processes 27–28 µm.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Proximochorate, holocavate, gonyaulacalean cyst with a spherical central body. Autophragm bearing numerous tubular non-tabulate and non-septate processes, which anastomose to define a reticulate and thin ectophragm not always clearly distinguishable. Archaeopyle probably apical although the operculum was never seen detached in the present material.

Dimensions of the studied material. Five specimens measured: L 9 [21] 38 µm; PL 2 [3] 3 µm.

Remarks. *Chlamydothorella ambigua* differs from *Chlamydothorella nyei* COOKSON & EISENACK, 1958 in having slender processes. The specimens referred to as *Polysphaeridium ambiguum* (DEFLANDRE, 1937) by YUN (1981), as *Chlamydothorella ambigua* by PRÖSSL (1990) and as *Dapsilidinium ambiguum* (DEFLANDRE, 1937) WHEELER & SARJEANT, 1990 by TOCHER & JARVIS (1996) and PEARCE (2000) are more similar to *Chlamydothorella nyei* COOKSON & EISENACK, 1958. The present material differs from the Australian forms illustrated by STOVER & HELBY (1987) in having more numerous and shorter processes but remains similar in all other respects. *Chlamydothorella discreta* CLARKE & VERDIER, 1967 (and particularly the Coniacian material described and illustrated by FOUCHER, 1971) may be conspecific with *Chlamydothorella ambigua*. The septate condition of the processes suggested by MASURE (in FAUCONNIER & MASURE, 2004) is questionable. For this reason, the transfer of this species to the genus *Sepispinula* ISLAM, 1993 has not been followed herein.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (TOCHER & JARVIS, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Western Interior Seaway (DODSWORTH, 2000).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Western Interior Seaway (DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Chlamidophorella ambigua* (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987 has not been previously described in the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puentedey (21 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciliatus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (9 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone; Condemios (4 specimens): *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Genus *Dapsilidinium* BUJAK, DOWNIE, EATON & WILLIAMS, 1980

Type. *Polysphaeridium pastielsii* DAVEY & WILLIAMS, 1966, p. 92–93, pl. 4, fig. 10 (basionym).

Dapsilidinium? pumilum (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981

Plate 1, Fig. 5

Selected synonymy :

- 1966b *Polysphaeridium pumilum* DAVEY & WILLIAMS, p. 93–94, pl. 7, figs. 3–4.
- 1969a *Polysphaeridium pumilum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 151.
- 1978 *Polysphaeridium? pumilum* DAVEY & WILLIAMS; STOVER & EVITT, p. 76.
- 1979 *Dapsilidinium pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DAVEY, p. 554, pl. 7, figs. 2–3.
- 1979a *Dapsilidinium pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1979 *Polysphaeridium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DAVEY, p. 554, pl. 165, pl. 7, figs. 2–3.
- 1980 *Polysphaeridium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1980 *Polysphaeridium? cf. pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1981 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS, p. 83.
- 1982 *Polysphaeridium? pumilum* DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172–173.
- 1982 *Polysphaeridium? cf. pumilum* DAVEY & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172–173.
- 1993 *Dapsilidinium pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; COURTINAT, p. 253.
- 1994a *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 226–227.
- 1996 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 64.
- 1998 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 284.
- ? 1998 *Dapsilidinium laminaspinosum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 282, pl. 6, fig. 3.
- 1999 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- ? 1999 *Dapsilidinium laminaspinosum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 2000 *Dapsilidinium pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 75–76.
- 2000 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, p. 135, pl. 4, fig. 9.
- 2009 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
- 2010 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.6.
- 2011 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Subspherical central body having numerous small open tubular processes. Processes terminating distally in a slightly recurved more or less entire margin. Length of the

processes less than half of the maximum body diameter.” (DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 93)

Dimensions of the type. L 25 µm; W 19 µm; PL 8–10 µm;

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Cysts, chorate with a spheroidal central body bearing numerous hollow and tubiform processes. The processes are narrow, open distally, cylindrical (1.5 µm wide) to slightly buccinate and apparently nontabular. The archaeopyle is probably apical.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 20 µm; PL 8 µm.

Remarks. *Dapsilidinium? pumillum* differs from *Dapsilidinium warrenii* (HABIB, 1976) LENTIN & WILLIAMS, 1981 in being smaller (20 µm rather than 31 µm) and having a reduced number of processes. *Dapsilidinium laminaspinosum* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981 can be easily distinguished on the basis of the different distal endings of the processes. The processes of the latter are more tubiform while the processes of *Dapsilidinium? pumillum* are buccinate. The specimens referred to as *Dapsilidinium laminaspinosum* by MAO & LAMOLDA (1998, 1999) and LAMOLDA & MAO (1999) show process tips comparable with *Dapsilidinium? pumillum*.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966b; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Western Interior Seaway (COURTINAT, 1993; DODSWORTH, 2000).

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2003; PEARCE *et al.*, 2009), Western Interior Seaway (DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Late Albian (DAVEY, 1979), Cenomanian–Turonian (MAO & LAMOLDA 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (4 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone.

Genus *Downiesphaeridium* ISLAM, 1993

Type. *Cleistosphaeridium spinulastrum* ISLAM, 1983, p. 337–338, pl. 2, figs. 1–2 (basionym).

Remarks. DAVEY *et al.* (1966a) erected the genus *Cleistosphaeridium* on the basis of Cretaceous and Tertiary material. The original generic diagnosis encompasses spheroidal chorate forms with numerous (>50) non-tabular closed processes and an apical archaeopyle with a zig-zag margin. Aware of the wide circumscription given to the genus, as well as the biostratigraphic and morphological heterogeneity of its species, DAVEY *et al.* (*op. cit.*) noted that further re-examination of the material would probably justify reattributions of some species.

In a review of the genus, ISLAM (1993) proclaimed the existence of discrepancies between the diagnosis and the illustration of the type, *Cleistosphaeridium diversispinosum* stated by DAVEY *et al.* (*op. cit.*). The latter author made the genus superfluous by transferring its type to *Systematophora*, and subsequently erected the genus *Downiesphaeridium* to accommodate

chorate cysts with numerous non-tabular attenuate/tapering hollow closed (i.e., acuminate) processes previously assigned to *Cleistosphaeridium*. The Tertiary species *Downiesphaeridium spinulastrum* was designated as the type of the new genus. In a reappraisal of several species of *Cleistosphaeridium*, including the type, EATON *et al.* (2001) reinstituted and emended the genus *Cleistosphaeridium* that newly encompasses slightly lenticular forms with some dolabrate (“pick-like”) processes. The emendation by Masure (in FAUCONNIER & MASURE, 2004) incorporating forms with solid processes, is not followed here since it re-widens the relatively restricted morphological circumscription given by Islam when he erected the genus *Downiesphaeridium*. Hence, a restriction of *Downiesphaeridium* to the original concept, which specifies the hollow nature of the processes, has been followed.

Downiesphaeridium aciculare (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993

Plate 7, Figs. 9–10

Selected synonymy :

- 1969a *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY, p. 158, pl. 6, fig. 12 (holotype).
 ? 1969a *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY, p. 158, pl. 6, fig. 11 (paratype).
 1993 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM, 1993, p. 83–84.
 1983 *Cleistosphaeridium* sp. cf. *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY; SINGH, p. 119, pl. 41, figs. 1–2.
 1988 *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY; SWEET & McINTYRE, fig. 9.1.
 1988b *Cleistosphaeridium? aciculare* DAVEY; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 24, fig. e.
 1990 *Cleistosphaeridium? aciculare* DAVEY; PRÖSSL, p. 136.
 1991 *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 6, fig. 1.
 1996 *Cleistosphaeridium aciculare* DAVEY; LI & HABIB, p. 23.
 1998 *Cleistosphaeridium? aciculare* DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 278, pl. 6, fig. 15; pl. 7, fig. 13.
 1999 *Cleistosphaeridium? aciculare* DAVEY; LAMOLDA & MAO, p. 79.
 1999 *Cleistosphaeridium? aciculare* DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM; PEARCE, p. 135, pl. 5, fig. 5.
 2003 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
 2004 *Downiesphaeridium? aciculare* (DAVEY) MASURE in FAUCONNIER & MASURE, p. 196.
 2008 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132.
 2009 *Downiesphaeridium? aciculare* (DAVEY) ISLAM; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY) ISLAM; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “Shell spherical to subspherical; shell wall of moderate thickness, densely granular. Processes numerous, finely to broadly acuminate, slightly flexuous, less than one third of shell diameter in length.” (DAVEY, 1969a, p. 158)

Dimensions of the type material. Diameter 43 x 50 µm; PL 12–14 µm .

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Chorate cyst with spheroidal central body. Autophragm microgranular to smooth, bearing numerous (70–120), acuminate and distinctly hollow processes, characterized by a relatively broad base and a closed, pointed termination. Archaeopyle probably apical.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L 27–59 µm; PL 5 [12] 18 µm.

Remarks. *Downiesphaeridium aciculare* differs from *Downiesphaeridium armatum* in having slender

processes and autophragm less densely granular. In a study of Cenomanian material from Saskatchewan, DAVEY (1969a) erected the species *Cleistosphaeridium aciculare*. He described it as chorate, with a densely granular wall and numerous processes, finely to broadly acuminate, and slightly flexuous. DAVEY (*op. cit.*) distinguished specimens with fine and highly packed processes from specimens with well-spaced, broad processes. The morphological dichotomy observed by the latter author is also evident in the illustrations of the holotype and paratype. While the holotype (DAVEY, 1969a, pl. 6, fig. 12) is a specimen with hollow processes and a broad base, the paratype (DAVEY, 1969a, pl. 6, fig. 11) is a form with very fine and flexuous solid processes, very similar to processes in species of *Cometodinium*. In the presence of acuminate processes, the Spanish material attributed to *Downiesphaeridium aciculare* is similar to the holotype, but differs significantly from the paratype. In order to restrict the circumscription of this species, a reevaluation of the type material would be desirable.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; JARVIS *et al.*, 1988b; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; SINGH, 1983; LI & HABIB, 1996).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999a, 1999b; PEYROT *et al.*, 2008).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (4 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Downiesphaeridium sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993
Plate 7, Figs. 11–12; Plate 8, Fig. 1

Selected synonymy for Downiesphaeridium armatum :

- 1937 *Hystriospheridium armatum* DEFLANDRE, p. 76-77, pl. 16, figs. 6-7.
- 1965 *Baltisphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT, 1965, p. 87.
- 1967 *Baltisphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT; CLARKE & VERDIER, p. 71, pl. 13, fig. 3.
- 1969a *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY, p. 153, pl. 8, figs. 1, 2, 12.
- 1973 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; DAVEY & VERDIER, p. 183.
- 1974 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 132.
- 1975 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 5.
- 1976 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 6.
- 1979 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; DAVEY, p. 553.
- 1979 *Cleistosphaeridium* cf. *armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FAUCONNIER, p. 15, pl. 4, fig. 8.
- 1979a *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1982 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1982 *Cleistosphaeridium* cf. *armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1983 *Cleistosphaeridium* sp. cf. *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; SINGH, p. 120, pl. 41, fig. 5.
- 1987 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 165.
- 1988 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; BATTEN & MARSHALL, p. 95-96.
- 1988a *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.

- 1988b *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 24, fig. d.
- 1990 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; PRÖSSL, p. 136.
- 1991 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 6, fig. 4.
- 1992 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; DUANE, p. 84-85, pl. 3, figs. 5-6.
- 1992 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; SRIVASTAVA, p. 172, pl. 5, figs. 3-5.
- 1993 *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE) ISLAM, p. 84.
- 1994 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- 1994a *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 8.
- 1994b *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 20.
- 1995 *Cleistosphaeridium* sp. cf. *C. armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FITZPATRICK, p. 766.
- 1995 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 103.
- 1996 *Cleistosphaeridium* sp. cf. *C. armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FITZPATRICK, p. 285.
- 1996 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 64.
- 1996 *Cleistosphaeridium* cf. *C. armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; LI & HABIB, p. 22.
- 1998 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
- 1998 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 280, pl. 2, fig. 7; pl. 4, fig. 4; pl. 9, fig. 8.
- 1999 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; LAMOLDA & MAO, p. 79.
- 1999 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 2000 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; DODSWORTH, p. 75-76.
- 2000 *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; PEARCE, p. 135, pl. 5, fig. 6.
- 2003 *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2003 *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
- 2009 *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
- 2010 *Cleistosphaeridium armatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÀ OCETE, p. 312.
- 2010 *Downiesphaeridium* cf. *armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Downiesphaeridium* cf. *armatum* (DEFLANDRE) ISLAM; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. “La coque, normalement ellipsoïdale, mais le plus souvent déformée et réniforme, porte entre 20 et 30 cornes raides, acérées, en forme de lame de poignard. L’aspect de ces cornes est très caractéristique et l’espèce ne saurait être confondue avec aucune autre. La surface de la coque, à un grossissement moyen, paraît finement ponctuée. En réalité, ainsi que l’on peut le constater avec un fort objectif. il s’agit d’un revêtement de petits spoils très fins et très courts, ce qui ajoute un nouveau caractère très net et très facile à vérifier.” (DEFLANDRE, 1937, p. 76)

Dimensions of the type material. Diameter 25 x 18–20 µm; PL 10–15 µm.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Chorate cysts with a spheroidal central body. Autophragm granular to microgranular, bearing hollow, tapering, acuminate processes that are closed distally and have a relatively broad base. Archaeopyle probably apical.

Dimensions of the studied material. Seven specimens measured: L 27 [36] 51 µm; PL 7 [11] 15 µm.

Remarks. The recovered specimens described under the name *Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* have more numerous and smaller processes than specimens from elsewhere. The granulation of the wall is finer than that of the type material described by DEFLANDRE (1937). The specimens recorded by MAO & LAMOLDA (1998, 1999) and LAMOLDA & MAO (1999) show slender processes than the material described herein.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; FAUCONIER, 1979; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Vercorian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (DAVEY, 1969a; SINGH, 1983; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula (*Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum*). Aptian–Albian (DAVEY, 1979), Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (5 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone.

Genus *Exochosphaeridium* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966

Type. *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966a, p. 165–166, pl. 2, figs. 8–10.

Exochosphaeridium majus (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.

Plate 2, Fig. 12; Plate 3, Fig. 1

Selected synonymy :

- 1940 *Hystrosphaeridium major* LEJEUNE-CARPENTIER, p. B220–B221, text-fig. 13.
- 1967 *Baltisphaeridium bifidum* CLARKE & VERDIER, p. 72–73, pl. 17, figs. 5–6, text-fig. 30.
- 1968 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER, 1968, p. 182.
- 1969 *Polysphaeridium? majus* (LEJEUNE-CARPENTIER) DAVEY & WILLIAMS in DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 6.
- 1969b *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; emend. DAVEY, p. 28.
- 1969b *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER var. *involutum* DAVEY, p. 29, pl. 2, figs. 1–3.
- 1969b *Amphorosphaeridium fenestratum* var. *fenestratum* (pars) DAVEY, p. 30, pl. 3, figs. 1–3 only, text-figs. 1.2a–e.
- 1969b *Amphorosphaeridium fenestratum* var. *dividum* DAVEY, p. 32–33, pl. 2, figs. 5–6, text-figs. 2.
- 1973 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER subsp. *involutum* (DAVEY), LENTIN & WILLIAMS, p. 56.
- 1973 *Amphorosphaeridium fenestratum* subsp. *fenestratum* (DAVEY) LENTIN & WILLIAMS, p. 13.
- 1973 *Amphorosphaeridium fenestratum* subsp. *dividum* (DAVEY) LENTIN & WILLIAMS, p. 13.
- 1978 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; WILLIAMS, p. 790.
- 1979a *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; FOUCHER, p. 194.
- 1979 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; FAUCONNIER, p. 16, pl. 6, fig. 10.
- 1980 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290–291.
- 1980 *Exochosphaeridium* cf. *bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290.
- 1981 *Amphorosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER) LEJEUNE-CARPENTIER & SARJEANT, p. 12.
- 1981 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.

- 1981 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; HASENBOEHLER, p. 137, pl. 24, fig. 10.
- 1981 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; MORON, p. 250, pl. 19, fig. 15; pl. 21, fig. 12.
- 1982 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772, pl. 1, fig. 9.
- 1982 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1982 *Exochosphaeridium* cf. *bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172-173.
- 1985 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; FECHNER, p. 114, pl. 1, fig. 1.
- 1987 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 165.
- 1988a *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988b *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
- 1988 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; MARSHALL & BATTEN, p. 95.
- 1988 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; SWEET & MCINTYRE, fig. 9.5.
- 1989 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; AURISANO, p. 168, pl. 4, fig. 6.
- 1990 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 9.
- 1992 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; DUANE, p. 103, pl. 8, fig. 5.
- 1993 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; BEGOUEN, pl. 3, fig. 10.
- 1994 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
- ? 1994a *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 226-227, pl. 1, fig. 15.
- 1994b *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 1.
- 1995 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; FECHNER, p. 134, pl. 3, fig. 15-17.
- 1995 *Exochosphaeridium* cf. *bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; SCHRANK & IBRAHIM, p. 25.
- 1996 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; TOCHER & JARVIS, p. 65.
- 1996 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; LI & HABIB, p. 23.
- 1998 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 282, pl. 4, figs. 5, 6, 8.
- 1999 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; MAO & LAMOLDA, p. 199.
- 1999 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 2000 *Pervosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER), DODSWORTH, p. 75 (misspelling).
- 2000 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; PEARCE, p. 136, pl. 6, figs. 1, 2.
- 2003 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 300.
- 2003 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; HARRIS & TOCHER, p. 144.
- 2006 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; ŽITT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69.
- 2009 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
- 2010 *Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS) LENTIN & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.6.
- 2010 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.9.
- ? 2010 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÁ OCETE, p. 312, fig. 4.5.
- 2011 *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “Nous appliquons ce nom à quelques specimens de notre collection, don’t la coque est de taille relativement forte, le grand diamètre de celle-ci allant de 55 μ jusqu’à près de 70. Les tubes sont plutôt courts, ne dépassant généralement pas la moitié du grand diamètre de la coque. La plupart d’entre-eux sont assez faibles, quelques-uns très grêles, d’autres, au contraire, un peu plus gros. À l’exception parfois de ces derniers, ils n’offrent pas un un particulier

développement de l'extrémité distale. Le nombre des tubes est élevé: 45 ou au delà." (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940, p. B220–B221)

Dimensions of the type material. L 55–70 µm; PL up to half of the central body;

Material of the original description. Late Cretaceous, Belgium.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts with a subspheroidal central body and numerous non-tabular, hollow to solid, distally furcate, processes. Apical process sometimes distinctive in its larger size and/or furcate shape. Autophragm fibro-pitted. Archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Eight specimens measured: L 37 [50] 62 µm; PL 10 [18] 25 µm.

Remarks. In a study of Late Cretaceous material from South Africa, DAVEY (1969b) emended the diagnosis of the species *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER, 1967) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER, 1968 to emphasize: i) the fibro-pitted nature of the wall; ii) the fibrous and solid nature of the numerous (55–80) non-tabular processes; iii) the presence of a complex apical process; and iv) a single plate precingular archaeopyle. In the same publication, DAVEY erected *Exochosphaeridium bifidum* subspecies *involutum*, which differs from the type subspecies by the presence of broader tubular processes (these accounting for less than 25% of the total number of processes).

Similar to the material reported by MAY (1980), the studied material includes specimens that are intermediate between subspecies. Hence, the distinction based on process morphology (hollow versus solid) between *Exochosphaeridium bifidum* subspecies *involutum* and *Exochosphaeridium bifidum* subspecies *bifidum* is not maintained here.

In a reappraisal of Senonian material from Belgium, LEJEUNE-CARPENTIER & SARJEANT (1981) redescribed material originally designated as *Hystriosphæridium majus* LEJEUNE-CARPENTIER, 1940. This material consisted of chorate cysts with a precingular archaeopyle (type P) and numerous tubular and distally furcate processes. Although these authors noted the non-distinctive nature of the antapical process, they nevertheless reallocated *Hystriosphæridium majus* to the genus *Amphosphæridium*. Considering the absence of a distinctive antapical horn in the Spanish material, this species has been reassigned to *Exochosphaeridium*, as *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) *comb. nov.* The name *Exochosphaeridium majus* has priority over *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER, 1967) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER, 1968, and hence the latter is considered to be a taxonomic junior synonym of the former.

KIRSCH (1991) rejected a broad circumscription of *Exochosphaeridium bifidum* (CLARKE & VERDIER, 1967) CLARKE, DAVEY, SARJEANT & VERDIER, 1968 arguing that it would be undistinguishable from *Cordosphaeridium* EISENACK, 1963. However, the latter taxon is distinguished by well-defined intratabular (meso- to obtabular) fibrous processes.

Exochosphaeridium majus (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) *comb. nov.* differs from *Exochosphaeridium multifurcatum* (DEFLANDRE, 1937) MASURE, 2004, *Exochosphaeridium phragmites* and *Exochosphaeridium arnace* DAVEY & VERDIER, 1973 in having a number of processes much reduced.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.* 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Vocontian Basin (FECHNER, 1985), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain

(AURISANO, 1989), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; SCHRANK & IBRAHIM, 1995).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.* 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Bohemian Basin (ŽITT *et al.*, 2006), Vocontian Basin (AZÉMA *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000); Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albien (HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian–Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010).

Occurrence within the studied material. Puente de (160 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Kamerunoceras turoniense* Zone; Fuentetoba (46 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (265 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (64 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Exochosphaeridium phragmites DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966

Plate 3, Figs. 2–3

Selected synonymy :

- 1966a *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 165-166, pl. 2, figs. 8-10.
- 1969a *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DAVEY, p. 163, pl. 7, fig. 5.
- 1973 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FOUCHER, p. 128.
- 1975 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 5.
- 1975 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; VERDIER, p. 194.
- 1979 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 16.
- 1979a *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; BERTHOU, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 131.
- 1980 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
- 1981 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
- 1981 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; HASENBOEHLER, p. 137, pl. 23, fig. 16.
- 1981 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; MORON, p. 249, pl. 20, fig. 5.
- 1982 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772.
- 1982 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1983 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; SINGH, p. 146, pl. 51, fig. 8.
- 1984 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; BELOW, p. 633.
- 1985 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 657.
- 1986 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; ASHRAF & ERBEN, p. 146, pl. 12, fig. 2.
- 1987 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 165.
- 1988b *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
- 1988 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; MARSHALL & BATTEN, p. 95.
- 1989 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; AURISANO, p.
- 1990 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
- 1990 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; PRÖSSL, p. 137.
- 1991 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 7, fig. 5.
- 1992 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DUANE, p. 104, pl. 8, fig. 6.

- 1992 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; SRIVASTAVA, p. 184, pl. 10, fig. 9.
 1993 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 1, fig. 7.
 1995 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FECHNER, p. 134.
 1995 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 103.
 1996 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1996 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; LI & HABIB, p. 22.
 1998 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 285, pl. 1, figs. 4, 7; pl. 4, fig. 9.
 1999 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 2000 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; PEARCE, p. 137, pl. 6, fig. 3.
 2003 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 144.
 2009 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, fig. 10.10.
 2010 *Exochosphaeridium striolatum* (DEFLANDRE) DAVEY; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLA OCETE, p. 312, fig. 4.4.
 2011 *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, figs. 11e-11f.

Original diagnosis. “Central body subspherical to oval, possessing a pitted surface and bearing numerous acuminate processes. Processes solid or fibrous, broad based, bases of adjacent processes often confluent. Distinctively branched apical process present and commonly a precingular archaeopyle.” (DAVEY *et al.*, 1966a, p. 165)

Dimensions of the type. L 49 µm; W 56 µm; PL up to 22 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Spheroidal to sub-spheroidal cyst, proximate, acavate. Thick, fibro-pitted autophragm and fibrous processes, sometimes linked proximally. Apical process sometimes distinctive in its larger size and/or furcate shape. When obvious, archaeopyle precingular of type P₃; operculum free.

Dimensions of the studied material. Twelve specimens measured: L 42 [52] 66 µm; PL 7 [13] 17 µm.

Remarks. *Exochosphaeridium phragmites* differs from *Exochosphaeridium arnace* DAVEY & VERDIER, 1973 in having better individualized and longer processes. *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) *comb. nov.* and *Exochosphaeridium multifurcatum* (DEFLANDRE, 1937) MASURE, 2004 differs from *Exochosphaeridium phragmites* in having distally furcated processes. *Exochosphaeridium phragmites* differs from *Pervosphaeridium cenomaniense* in having a 1P archaeopyle, as well as more numerous, longer and thinner processes.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY *et al.*, 1966a; DAVEY, 1969a, DAVEY & VERDIER, 1973; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; VERDIER, 1975; JARVIS *et al.*, 1988b; FAUCONNIER, 1979, FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH,

1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (MARSHALL & BATTEN, 1988; PRÖSSL, 1990; FECHNER, 1995), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989) and eastern North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1974, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987; 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (MARSHALL & BATTEN, 1988; PRÖSSL, 1990), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000); Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989).

Previous records in the Iberian Peninsula. Aptian (DAVEY, 1979), Albian (DAVEY, 1979; BERTHOU *et al.*, 1980; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian–Turonian (MORON, 1981; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010) and Campanian/Maastrichtian? (ASHRAF & ERBEN, 1986). Additionally, BERTHOU & LEEREVELD (1990) and LEEREVELD (1997a, 1997b) reported cysts referred to as “*Exochosphaeridium mulleri*–*Exochosphaeridium phragmites*” complex in upper Beriasian/lower Valanginian, Aptian–Albian material from Portugal as well as in Beriasian–Barremian material from SE Spain, respectively.

Occurrence within the studied material. Puente de Yedra (185 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (288 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (1988 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (77 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Impletosphaeridium* MORGENROTH, 1966

Type. *Impletosphaeridium transfodum* MORGENROTH, 1966, p. 32, pl. 10, figs. 4–5.

Remarks. MORGENROTH (1966) indicated that the genus was to accommodate chorate forms with solid processes of various morphologies, including acuminate (*verschiedenartig*), flared (*flächig*) and flask-like (*kelchartig*) terminations. The variable morphology of the processes is also clearly visible in the illustration of the holotype of *Impletosphaeridium transfodum*.

In his review of the genus *Cleistosphaeridium*, ISLAM (1993), transferred species with numerous long, non-tabular aciculate processes to *Impletosphaeridium* MORGENROTH, 1966. However, this transfer appears to be in contradiction with the extremely variable morphology shown by the processes of the type described by MORGENROTH (1966). A transfer to an existing genus or the creation of a new genus accommodating cysts with an apical archaeopyle and strictly aciculate processes, thus completing the differentiation started by ISLAM (1993) and continued by EATON *et al.* (2001) may be useful.

Impletosphaeridium clavulum (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993

Plate 8, Fig. 2

Selected synonymy:

1964 *Hystrichosphaeridium recurvatum* subsp. *polypes* COOKSON & EISENACK; COOKSON & HUGHES, p. 47, pl. 9, fig. 14.

1969a *Cleistosphaeridium polypes* var. *clavulum* DAVEY, p. 154–155, pl. 6, figs. 9–10

1973 *Cleistosphaeridium polypes* subsp. *clavulum* (DAVEY) LENTIN & WILLIAMS, p. 30.

- 1979 *Bacchidinium polypes* subsp. *clavulum* (DAVEY) DAVEY, p. 553 (not validly published).
 1981 *Impletosphaeridium polypes* subsp. *clavulum* (DAVEY) HE & LI, 1981, p. 65.
 1981 *Bacchidinium polypes* subsp. *clavulum* (DAVEY) LENTIN & WILLIAMS, p. 24.
 1981 *Cleistosphaeridium polypes* subsp. *clavulum* (DAVEY) LENTIN & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1982 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW, p. 15.
 1982 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; BELOW, p. 633, pl. 2, fig. 3.
 1987 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 165.
 1988a *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988b *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
 1991 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; PRÖSSL, p. 136.
 1993 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM, p. 85.
 1992 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; DUANE, p. 85-86, pl. 3, figs. 7-8.
 1992 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) DAVEY; SRIVASTAVA, p. 176, pl. 6, figs. 4-6.
 1994 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 11.
 1995 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 103.
 1996 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 64, pl. 2, fig. 15.
 1998 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW MAO & LAMOLDA, p. 284, pl. 4, fig. 13.
 1999 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; LAMOLDA & MAO, p. 79.
 1999 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM; PEARCE, p. 139.
 2000 *Downiesphaeridium multifurcatum* (SINGH) ISLAM; PEARCE, p. 135, pl. 5, fig. 7.
 2003 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2009 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2010 *Cleistosphaeridium clavulum* (DAVEY) BELOW; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLA OCETE, p. 312.
 2011 *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY) ISLAM; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "A variety of *C. polypes* [*Kiokansium unituberculatum*] possessing fine, capitate processes. Processes terminating with fine spines are extremely rare." (DAVEY, 1969a, p. 154)

Dimensions of the type. Diameter 29 x 32 µm; PL 12–13 µm .

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Chorate cysts with a spheroidal central body. Autophragm microgranular to smooth with processes of varying tip morphologies. Processes, solid, with a capitate, cauliflorate sometimes bifid tip. Archaeopyle probably apical.

Dimensions of the studied material. Three specimens measured: L 28 [32] 39 µm; PL 9 [11] 13 µm.

Remarks. *Impletosphaeridium clavulum* differs from *Impletosphaeridium? polytrichum* in having processes with tip of varying morphologies. The specimens referred as *Downiesphaeridium multifurcatum* (SINGH, 1964) ISLAM, 1993 by PEARCE (2000, pl. 5, fig. 7) show bifid process tips, which are concordant with the original diagnosis of *Impletosphaeridium clavulum*. The present forms show morphological variations similar to the type material described by DAVEY (1969a), and include specimens with processes with a slightly broader base as illustrated by the latter author (DAVEY 1969a, pl. 6, fig. 10).

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (COOKSON & HUGHES, 1964; DAVEY,

1969a; JARVIS *et al.*, 1988a; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puente de (3 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (13 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciliatus* Zone.

Impletosphaeridium polytrichum (VALENSI, 1947) ISLAM, 1993

Plate 8, Figs. 3–4

Selected synonymy :

- 1947 *Hystriosphæridium polytrichum* VALENSI, p. 818, text-fig. 4.
- 1953 *Hystriosphæridium polytrichum* VALENSI, p. 35, pl. 4, fig. 6; pl. 13, fig. 12.
- 1963 *Hystriosphæridium polytrichum* VALENSI; GÓRKA p. 62, pl. 9, figs. 1-3; text-fig. 7.7.
- 1965 *Baltisphaeridium polytrichum* (VALENSI) DOWNIE & SARJEANT, p. 95.
- 1969 *Cleistosphaeridium polytrichum* (VALENSI) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 16.
- 1970 *Cleistosphaeridium polytrichum* (VALENSI) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; GITMEZ, p. 286, pl. 4, fig. 4; text-fig. 22c.
- 1986 *Cleistosphaeridium polytrichum* (VALENSI, 1947) DAVEY & WILLIAMS, 1969; ASHRAF & ERBEN, p. 147, pl. 12, fig. 3.
- 1993 *Impletosphaeridium polytrichum* (VALENSI) ISLAM, p. 87.
- 2004 *Downiesphaeridium polytrichum* (VALENSI) MASURE in FAUCONNIER & MASURE, p. 196.
- 2010 *Impletosphaeridium polytrichum* (VALENSI) ISLAM; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Impletosphaeridium polytrichum* (VALENSI) ISLAM; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “La coque a la forme d’un ellipsoïde légèrement aplati, elle est couverte de nombreux processus qui l’enveloppe d’un long chevelu assez dense; leur longueur est de l’ordre du demi-diamètre de la coque; ils sont simples, droits parfois incurvés ou recourbés près de leur extrémité. Dans l’exemplaire photographié (pl. 13, fig. 12, BS 98) cette extrémité porte trois ou quatre fins filaments flexueux, divergeant dans un plan perpendiculaire à leur axe. Leur base est à peine élargie et leur insertion sur la coque présente une section circulaire. La coque est de couleur brun foncé, lisse et très finement granuleuse.” (VALENSI, 1953, p. 35)

Dimensions of the type. Diameter 35–40 µm (40–50 µm according to MASURE in FAUCONNIER & MASURE, 2004); PL approximately 20 µm (22–25 µm, according to MASURE in FAUCONNIER & MASURE, 2004).

Material of the original description. upper Bathonian, France.

Description of the studied material. Chorate cyst with spheroidal central body. Autophragm granular to microgranular bearing aciculate, rarely bifid, processes. Archaeopyle probably apical although the operculum was never seen detached in the present material.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L 28 [43] 52 µm; PL 7 [10] 15 µm.

Remarks. The specimens recorded in the studied sections show morphological variations involving the length and density of the processes. Specimens with relatively long processes similar to those of English Jurassic and Australian Cretaceous material described by GITMEZ (1970) and BURGER (1980a) respectively, and similar to the type figured as a sketch by VALENSI (1947, 1953) and to the microphotographic pictures made by MASURE (in FAUCONNIER & MASURE, 2004), were recorded. Together with these long-haired forms, specimens with shorter processes - but otherwise similar - were seen among the studied material. The species *Downiesphaeridium multispinosum* (SINGH, 1964) ISLAM, 1993 may be a junior synonym of *Impletosphaeridium polytrichum*. The solid condition of the processes shown by *Impletosphaeridium polytrichum* does not support a transfer to the genus *Downiesphaeridium* as proposed by MASURE (in FAUCONNIER & MASURE, 2004). Similarly, and contrary to the opinion expressed by BRIDEAUX (1971), *Downiesphaeridium aciculare* differs from *Impletosphaeridium polytrichum* in having acuminate processes.

Previous records in Cenomanian–Turonian material. *Impletosphaeridium polytrichum* has only been previously recorded by GÓRKA (1963) in the Bohemian Basin.

Previous records in the Iberian Peninsula. ASHRAF & ERBEN (1986), reported this species in Campanian/Maastrichtian? material from North Spain.

Occurrence within the studied material. Puente de Yedra (34 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (4 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (29 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (11 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Genus *Pervosphaeridium* YUN, 1981

Type. *Hystrichosphaeridium pseudhystrichodinium* DEFLANDRE, 1937, p. 73, pl. 15, figs. 3–4 (basionym).

Remarks. The uncertainties concerning the archaeopyle shown by the type may weaken the taxonomic status of the genus created by YUN (1981). A further re-evaluation of the genus, eventually involving a restudy of its type material appears necessary. Nevertheless, the generic concept of *Pervosphaeridium* has been provisionally followed here for “*Exochosphaeridium*-like” forms with a 2P archaeopyle.

Pervosphaeridium cenomaniense (NORVICK, 1976) BELOW, 1982
Plate 3, Fig. 4

Selected synonymy :

1976 *Exochosphaeridium cenomaniense* NORVICK in NORVICK & BURGER p. 52-53, pl. 4, figs. 4, 8.

1982 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW, p. 27.

1990 *Exochosphaeridium cenomaniense* NORVICK; SVOBODOVÁ, p. 295, pl. 3, fig. 1.

1988 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; UWINS & BATTEN, p. 227.

1992 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; DUANE, p. 139, pl. 17, fig. 4.

1992 *Exochosphaeridium cenomaniense* NORVICK; SRIVASTAVA, p. 184, pl. 10, figs. 3-8.

1994 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.

1996 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; TOCHER & JARVIS, p. 65.

- 1998 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 272, pl. 3, figs. 5-6; pl. 9, fig. 11.
 1999 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; PEARCE, p. 125, pl. 12, fig. 8.
 2009 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, figs. 11.9-11.10.
 2011 *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK) BELOW; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Cyst chorate. Central body prolate or spherical. Processes tapering, solid or fibrous, medium to long. Processes are striate proximally, pointed or minutely capited distally. Periphragm fibrous, coarsely and irregularly reticulate. Processes arrangement random, at least three per plate area. Apical process distinct, often foliate. Archeopyle precingular, composed of either one or two discrete plates." (NORVICK in NORVICK & BURGER, 1976, p. 52)

Dimensions of the type. L 60 µm; PL 7–12 µm.

Material of the original description. Cenomanian, Australia.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate with spheroidal central body. Nontabular, solid and fibrous processes and autophragm fibrous, coarsely and irregularly reticulate. Archaeopyle of type 2P ($P_{2''+3''}$ or $P_{3''+4''}$); operculum free.

Dimensions of the studied material. Six specimens measured: L 24 [36] 50 µm; PL 5 [7] 12 µm.

Remarks. *Pervosphaeridium cenomaniense* differs from *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* in having an autophragm with a coarser and irregular reticulate pattern and smaller processes. *Pervosphaeridium monasteriense* YUN, 1981 has distinctly double-layered processes, basally interconnected by ribs. *Pervosphaeridium cenomaniense* closely resembles *Pervosphaeridium truncatum* (DAVEY, 1969) BELOW, 1982 and may be a taxonomic junior synonym of the latter. However, the uncertainties concerning the ornamentation of *Pervosphaeridium truncatum* (DAVEY, 1969) BELOW, 1982 previously described as nontabular (DAVEY, 1969a; HARKER *et al.*, 1990) or paratabular (MASURE, 1988), prevent any resolute appreciation.

In contrast to the type material described by NORVICK (in NORVICK & BURGER, 1976), the Spanish material sometimes shows indistinct apical processes. Short-spined specimens were recorded. The truncated aspect of their processes suggests that they have suffered degradation. For this reason they are here assigned to *Pervosphaeridium cenomaniense* rather than *Pervosphaeridium brevispinum* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982. Specimens showing a 1P archaeopyle, but similar to the type of *Pervosphaeridium cenomaniense* in all other aspects, were assigned to *Exochosphaeridium* sp.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992), north of Africa (UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009) and the Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1990).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982 has not been recorded in Turonian material before.

Occurrence within the studied material. Puente de Yedra (75 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to ?*Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (284 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Condernios (52 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone; Tamajón (5 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Pervosphaeridium pseudhystrichodinium (DEFLANDRE, 1937) YUN, 1981

Plate 3, Fig. 5

Selected synonymy :

- 1937 *Hystrosphaeridium pseudhystrichodinium* DEFLANDRE, p. 73, pl. 15, figs. 3-4.
 1939 *Hystrosphaeridium palmatum* DEFLANDRE & COURTEVILLE, p. 101, pl. 3, fig. 1.
 1965 *Baltisphaeridium palmatum* (DEFLANDRE & COURTEVILLE) DOWNIE & SARJEANT, p. 93.
 1965 *Baltisphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT, p. 95
 1966a *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 166 (not validly published).
 1967 *Baltisphaeridium pseudohystrichodinium* (DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT; CLARKE & VERDIER, p. 75, pl. 15, fig. 7.
 1969 *Exochosphaeridium palmatum* (DEFLANDRE & COURTEVILLE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 16.
 1969 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 16-17.
 1969a *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, p. 163-164, pl. 2, figs. 4-5.
 1975 *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 5.
 1976 *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 7.
 1977 *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER & ROBASZYNSKI, p. 25.
 1978 *Exochosphaeridium? palmatum* DEFLANDRE & COURTEVILLE; STOVER & EVITT, p. 154.
 1979a *Exochosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; BERTHOUE, FOUCHER, LECOCQ & MORON, p. 139, figs. 2a-b.
 1980 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN, 1981, p. 29, pl. 5, figs. 1-2, 4, 6-7.
 1981 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; MORON, p. 250, pl. 19, figs. 13-14; pl. 20, figs. 9-10.
 1982 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; ROBASZYNSKI, ALCAIDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1983 *Exochosphaeridium? pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS; SINGH, p. 146, pl. 51, fig. 9.
 1984 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; BELOW, p. 634, pl. 8, fig. 13.
 1988 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608, pl. 7, fig. 9.
 1991 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 7, fig. 7.
 1991 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PRÖSSL, p. 139, pl. 16, fig. 4.
 1992 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; DUANE, p. 140, pl. 17, fig. 5.
 1993 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; BEGOUEN, pl. 7, fig. 5.
 1993 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; TOCHER & JARVIS, p. 22.
 1995 *Pervosphaeridium* sp. cf. *P. pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; FITZPATRICK, p. 766, fig. 9p.
 1996 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Pervosphaeridium* sp. cf. *P. pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; LI & HABIB, p. 23.
 1996 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1998 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTOVÁ, p. 241.
 1998 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; MAO & LAMOLDA, p. 272, pl. 5, figs. 8-9; pl. 8, fig. 12.
 1999 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; MAO & LAMOLDA, p. 199.

- 1999 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; SKUPIEN, p. 7, pl. 1, fig. 6.
 2000 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; DODSWORTH, p. 74, 76.
 2000 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PEARCE, p. 125, pl. 12, fig. 11.
 2005 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
 2003 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
 2009 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 229.
 2010 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2010 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÀ OCETE, p. 312.
 2011 *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE) YUN; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “La coque ellipsoïdale ou ovoïde, paraît circulaire chez certains exemplaires vus debout. Elle est hérissée de longues cornes souples, sensiblement égales entre elles, qui vont s’amincissant régulièrement vers leur extrémité, laquelle est soit simple et émoussée, soit munie d’une très petite fourche, facile d’ailleurs à laisser inaperçue, car elle peut être excessivement réduite. A leur base, les processus se font suite les uns aux autres, tout comme chez *Hystrichodinium*, et il arrive parfois que deux confluent vers leur tiers inférieur... Le tégument jaunâtre de la coque est finement ponctué et l’on voit généralement bien son épaisseur, assez grande sur la coupe optique médiane. Il arrive très souvent qu’une partie en soit brisée, et alors, l’un des bords de l’ouverture coïncide habituellement avec l’équateur.” (DEFLANDRE, 1937, p. 73)

Dimensions of the type material. L 49–54 µm; W 38–45 µm.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Gonyaulacacean cysts, chorate with spheroidal to subspheroidal central body. Nontabular, solid processes with fibrous base. Autophragm granular to finely fibro-pitted. Apical processes sometimes distinct. Archaeopyle of type 2P ($P_2'' + 3''$ or $P_3'' + 4''$); operculum free.

Dimensions of the studied material. Four specimens measured: L 50 [57] 65 µm; PL 14 [21] 32 µm.

Remarks. *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* closely resembles *Pervosphaeridium cenomaniense* and *Exochosphaeridium phragmites*. It differs from the latter in having a 2P archaeopyle and broader and longer processes usually not linked proximally, and from the former by its granular to finely fibro-pitted autophragm. A restudy of the type material described by DEFLANDRE (1937) to determine the nature of the autophragm and the archaeopyle type would be helpful.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER & TAUGOURDEAU, 1975; FOUCHER, 1979a; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999; ČECH *et al.*, 2005), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SINGH, 1983; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1976, 1979a; FOUCHER & ROBASYNSKI, 1977; ROBASYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1994b; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003,

2009), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ *et al.*, 1998), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (BERTHOU *et al.*, 1980; MORON, 1981; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

Occurrence within the studied material. Puentedey (6 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Watinoceras devonense* Zone; Condemios (1 specimen): *Watinoceras devonense* Zone.

Genus *Tanyosphaeridium* DAVEY & WILLIAMS, 1966

Type. *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 98–99, pl. 6, fig. 7; text-fig. 20.

Tanyosphaeridium variecalamum DAVEY & WILLIAMS, 1966

Plate 8, Figs. 7–8

Selected synonymy :

- 1966b *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, p. 98–99, pl. 6, fig. 7; text-fig. 20.
- 1969a *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 151, pl. 6, figs. 2, 5.
- 1973 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 179.
- 1974 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 139, pl. 5, figs. 5–6.
- 1976 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 9, pl. 5, fig. 9.
- 1977 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER & ROBASYNSKI, p. 28.
- 1978 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; WILLIAMS, p. 790.
- 1979 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY, p. 554.
- 1979 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; FAUCONNIER, p. 21.
- 1979a *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; FOUCHER, p. 194.
- 1980 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; ROBASYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290–291.
- 1982 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 172–173.
- 1982 *Tanyosphaeridium* cf. *variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; ROBASYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148–149, 172–173.
- 1987 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 166.
- 1988 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; MARSHALL & BATTEN, p. 95.
- 1988a *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988b *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57.
- 1988 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 20.
- 1989 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; AURISANO, p. 153.
- 1990 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8.
- 1990 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; BERTHOU & LEEREVELD, p. 336.
- 1990 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; PRÖSSL, p. 141.
- 1991 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 6, fig. 3.
- 1992 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; COSTA & DAVEY, fig. 3.8.
- 1992 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; DUANE, p. 165–166, pl. 22, fig. 3.
- 1993 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; BEGOUEN, pl. 8, fig. 9.
- 1994 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
- 1995 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 766.
- 1996 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; FITZPATRICK, p. 285.
- 1996 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; TOCHER & JARVIS, p. 65.
- 1996 *Tanyosphaeridium* cf. *T. variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; LI & HABIB, p. 22.
- 1997a *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 411.

- 1997b *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; LEEREVELD, p. 443.
 1998 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 282, pl. 4, fig. 10.
 1999 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; LAMOLDA & MAO, p. 81.
 1999 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, p. 140, pl. 17, fig. 7.
 2003 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2003 *Tanyosphaeridium variecalamus* DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
 2009 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, figs. 10.7-10.8.
 2011 *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, fig. 13j.

Original diagnosis. "Elongate central body with granular surface. Processes moderate in number, cylindrical, expanding slightly distally and terminating with serrate, aculeate or truncated margin." (DAVEY & WILLIAMS, 1966b, p. 99)

Dimensions of the type. L 34 µm; W 14 µm; PL 12–16 µm.

Material of the original description. Cenomanian, England.

Description of the studied material. Chorate, acavate cysts, with an elongate ellipsoidal central body. Surface coarsely granular. Processes, relatively few in number, apparently intratabular (1 or 2 per paraplate, less than 40 in total), hollow, smooth and open distally. Process tips variable, truncated or aculeate-buccinate. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. Four specimens measured: L (excluding operculum) 41 µm; W 25 µm; PL 14 µm.

Remarks. *Tanyosphaeridium variecalamum* differs from *Tanyosphaeridium regulare* DAVEY & WILLIAMS, 1966 in having less processes. The processes of the latter species are furthermore slender and with a homogeneous margin. The Spanish specimens have features that intergrade between *Tanyosphaeridium variecalamum* and *Tanyosphaeridium salpinx* NORVICK, 1976. The latter differs from the former in having a more granular wall and distinctly buccinate processes. A restudy of the type material of both species may indicate the two to be synonymous, but in the present study, all the specimens were attributed to *Tanyosphaeridium variecalamum*. *Tanyosphaeridium variecalamum* differs from *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* in having fewer and broader processes.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY & WILLIAMS, 1966b; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1996; JARVIS *et al.*, 1988b; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1991), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; AZÉMA *et al.*, 1990; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1969a; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; FOUCHER & ROBASZYNSKI, 1977; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987; JARVIS *et al.*, 1988a; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996).

Previous records in the Iberian Peninsula. Valanginian (LEEREVELD, 1997a), Hauterivian (BERTHOUE & LEEREVELD, 1990; LEEREVELD, 1997b), Barremian (LEEREVELD, 1997b), Albian (DAVEY, 1979) and Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). This species has not been previously recorded in Turonian material from the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puente de Yedra (27 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Romaniceras kallei* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammites nodosoides* Zone.

Tanyosphaeridium sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* (WETZEL, 1933 ex DEFLANDRE, 1937)

STOVER & EVITT, 1978

Plate 8, Figs. 9–10

Selected synonymy for Tanyosphaeridium xanthiopyxides:

1933a *Hystriosphera xanthiopyxides* WETZEL, p. 44–45, pl. 4, fig. 25 (not validly published).

1937 *Hystriospheridium xanthiopyxides* (WETZEL) ex DEFLANDRE, p. 77 (lectotype designation).

1965 *Baltisphaeridium xanthiopyxide* (WETZEL ex DEFLANDRE) DOWNIE & SARJEANT, p. 98.

1966a *Prolixosphaeridium? xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 173 (not validly published).

1967 *Hystriospheridium magdali* DRUGG, p. 26–27, pl. 4, figs. 8–10; pl. 9, fig. 7.

1968 *Hystriospheridium? xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) MORGENROTH, p. 556, pl. 48, figs. 5–6.

1969 *Prolixosphaeridium? xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, p. 17.

1970 *Tanyosphaeridium magdali* (DRUGG) HEISECKE, p. 244, pl. 7, figs. 4–5; pl. 8, figs. 3–5.

1971 *Tanyosphaeridium* cf. *variecalamum* DAVEY & WILLIAMS; DAVEY & VERDIER, p. 35, pl. 7 fig. 9 (only).

1978 *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) STOVER & EVITT, p. 85.

2009 *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) STOVER & EVITT; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 62, pl. 10, fig. r.

2010 *Tanyosphaeridium* cf. *xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) STOVER & EVITT; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Tanyosphaeridium* cf. *xanthiopyxides* (WETZEL ex DEFLANDRE) STOVER & EVITT; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Emended diagnosis. “Chez cette espèce la coque n’est plus globuleuse, mais très nettement allongée, cylindrique, à pôles largement arrondis. Il existe d’après O. WETZEL, de 20 à 30 appendices, de longueur supérieur à la moitié du plus grand axe. Ces appendices perpendiculaires aux teguments, se terminent en un petit bouton ou une très courte fourche.” (DEFLANDRE, 1937, p. 77)

Dimensions of the type. L 28–30 µm; W 10–12 µm; PL approximately 16 µm.

Material of the original description. Late Cretaceous (Maastrichtian?), Germany.

Description of the studied material. Chorate, acavate cysts, with an elongate ellipsoidal central body. Surface finely granular. Processes, moderate in number, apparently nontabular. The processes are hollow and slightly flared distally. Archaeopyle apical of type 4A; operculum free.

Dimensions of the studied material. One specimen measured; L [excluding operculum]: 60 µm; W: 31 µm; PL: 21 µm.

Remarks. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* differs from *Tanyosphaeridium variecalamum* in having numerous processes, apparently nontabular, inserted in the whole cyst surface. The specimens recorded in the studied material show fewer processes than the type material and recently

described material from the Scotian Margin (FENSOME *et al.*, 2009) but are relatively similar to the Albian material from the Anglo-Paris Basin described by DAVEY & VERDIER (1971) as *Tanyosphaeridium* cf. *variecalamum*. Compared to *Tanyosphaeridium xanthiopyxides*, the long-ranging *Tanyosphaeridium regulare* DAVEY & WILLIAMS, 1966 has smaller and more numerous processes.

Previously reported occurrences. The oldest records correspond to Albian material from the Anglo-Paris Basin (DAVEY & VERDIER, 1971) and Coniacian material from the Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009).

Occurrence within the studied material (*Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides*). Puentedey (2 specimens): *Mammites nodosoides* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (2 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone; Tamajón (1 specimen): *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Order **Peridinales** HAECKEL, 1894

Suborder **Peridiniineae** (Autonym)

Family **Peridiniaceae** EHRENBERG, 1831

Subfamily **Palaeoperidinioideae** (VOZZHENNIKOVA, 1961) BUJAK & DAVIES, 1983

Genus *Palaeohystrichophora* DEFLANDRE, 1935 emend. DEFLANDRE & COOKSON, 1955

Type. *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935, p. 230–231, pl. 8, fig. 4.

Palaeohystrichophora infusorioides DEFLANDRE, 1935

Plate 8, Figs. 11–12; Plate 9, Figs. 1–3

Selected synonymy :

- 1935 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, p. 230–231, pl. 8, fig. 4.
- 1943 *Palaeohystrichophora paucisetosa* DEFLANDRE, p. 507–508; text-fig. 26.
- 1961 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; ALBERTI, p. 19, pl. 3, fig. 24.
- 1961 *Palaeohystrichophora* cf. *paucisetosa* DEFLANDRE; ALBERTI, p. 19.
- 1961 *Palaeohystrichophora paucisetosa* DEFLANDRE; ALBERTI, p. 19, pl. 3, fig. 26.
- 1964 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; COOKSON & HUGHES, p. 43, pl. 8.
- 1966 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BALTES, p. 567.
- 1967 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; CLARKE & VERDIER, p. 27, pl. 4, fig. 10.
- 1970 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DAVEY, p. 346, pl. 3, figs. 2, 6.
- 1972 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; HABIB, p. 368, pl. 17, fig. 4.
- 1973 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DAVEY & VERDIER, p. 199.
- 1973 *Palaeohystrichophora* cf. *infusorioides* DEFLANDRE; DAVEY & VERDIER, p. 199, pl. 2, figs. 5, 8.
- 1974 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 125, pl. 1, figs. 9–10; pl. 2, figs. 10–11.
- 1974 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; RIEGEL, p. 351.
- 1975 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 346.
- 1975 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FOUCHER & TAUGOURDEAU, p. 6.
- 1975 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; VERDIER, p. 194.
- 1975 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; WILLIAMS, pl. 6, fig. 1.
- 1976 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 8.
- 1977 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; HABIB, p. 344.
- 1978 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; WILLIAMS, p. 790.
- 1979 *Palaeohystrichophora* cf. *infusorioides* DEFLANDRE; DAVEY, p. 554.

- 1979a *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FOUCHER, p. 194.
 1979 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FAUCONNIER, p. 19, pl. 9, figs. 4-5.
 1980 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; HERNGREEN, p. 26.
 1980 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; ROBASZYSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.
 1981 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & VIAUD, p. 241.
 1981 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BELOW, p. 125.
 1981 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; HASENBOEHLER, p. 146, pl. 27, fig. 12.
 1981 *Palaeohystrichophora* cf. *infusorioides* DEFLANDRE; HASENBOEHLER, p. 146, pl. 27, fig. 14.
 1981 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; MORON, p. 256, pl. 20, fig. 4.
 1982 *Palaeohystrichophora* cf. *infusorioides* DEFLANDRE; BERTHOU & HASENBOEHLER, p. 772, pl. 1, fig. 5.
 1982 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; NICHOLS & JACOBSON, p. 130, pl. 2, fig. 6.
 1982 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; NICHOLS, JACOBSON & TSCHUDY, p. 724.
 1982 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; ROBASZYSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
 1983 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SINGH, p. 158, pl. 58, fig. 9; pl. 59, figs. 1-6.
 1984 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BELOW, p. 634, pl. 8, fig. 11.
 1984 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; MASURE, p. 95.
 1985 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BATTEN & UWINS, pl. 65, figs. 3, 8, 10.
 1985 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FAUCONNIER, p. 657-658.
 1985 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FECHNER, p. 115, pl. 5, fig. 3.
 1987 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 166.
 1987 *Palaeohystrichophora paucisetosa* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 166.
 1988 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DRUGG & HABIB, p. 431.
 1988a *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
 1988 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.17.
 1988 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
 1988 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; UWINS & BATTEN, p. 227, pl. 39, fig. 15; pl. 40, fig. 16.
 1989 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; AURISANO, p. 170, pl. 4, figs. 1-5.
 1990 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; AZÉMA, FAUCONNIER & NEUMANN, p. 8-9.
 1990 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SVOBODOVÁ, p. 294.
 1991 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BATTEN & MARSHALL, p. 108.
 1991 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 654, pl. 1, fig. 1.
 1991 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; KIRSCH, p. 108-109, pl. 10, figs. 1-7; pl. 20, figs. 1-4; pl. 32, fig. 3; text-fig. 54.
 1992 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; COSTA & DAVEY, pl. 3.11, fig. 3.
 1992 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DUANE, p. 177-178, pl. 17, figs. 1-3.
 1992 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SRIVASTAVA, p. 217, pl. 22, figs. 1-6.
 1993 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BEGOUEN, pl. 7, fig. 1.
 1993 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; COURTINAT, p. 253.
 1994 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721, figs. 9a, 9b.
 1994a *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 2, fig. 5.
 1995 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FECHNER, p. 134, pl. 1, fig. 10; pl. 2, fig. 5.
 1995 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 103.
 1995 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 765, fig. 9d.
 1996 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DODSWORTH, p. 60.
 1996 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FITZPATRICK, p. 284.
 1996 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; LI & HABIB, p. 22.
 1996 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1997 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SVOBODOVÁ, p. 143.
 1998 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SVOBODOVÁ, MÉON & PALTÓVÁ, p. 241, pl. 2, fig. 2.
 1998 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; MAO & LAMOLDA, p. 283, pl. 2, figs. 9, 20.
 1999 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 1999 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; SKUPIEN, p. 7, pl. 2, figs. 4-5.
 2000 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; DODSWORTH, p. 74, 76.

- 2000 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PEARCE, p. 141, pl. 11, fig. 8.
 2003 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
 2005 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; ČECH, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ŠVÁBENICKÁ, p. 340.
 2006 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; ŽIT, VODRÁZKA, HRADECKÁ, SVOBODOVÁ & ZÁGORSEK, p. 69, fig. 20C.
 2008 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PEYROT, BARRÓN, COMAS-RENGIFO, BARROSO-BARCENILLA & FEIST-BURKHARDT, p. 132, pl. 5, figs. 8, 11.
 2009 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 51, pl. 8, fig. h.
 2009 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71, figs 10.1-10.2.
 ? 2010 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; FERNÁNDEZ-MARRÓN, GIL, GIL-CID & FONOLLÁ OCETE, p. 312, fig. 4.3.
 2011 *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, fig. 11a.

Enmended diagnosis. “*Palaeohystrichophora infusorioides* Defl. 1934 (Fig. 4, Pl. VIII), à l’instar d’*Hystrichodinium*, est entièrement revêtu, non plus de cornes creuses, mais d’épines pleines, sortes de poils qui vont diminuant de dimension vers l’apex; le sillon transversal mal délimité jusqu’ici dans les exemplaires à ma disposition, est surtout rendu visible par les rangées parallèles de ces poils, qui donnent par ailleurs à l’organisme la physionomie qui a motivée son appellation spécifique.” (DEFLANDRE, 1935, p. 230–231)

Dimensions of the type. not specified.

Material of the original description. Late Cretaceous, France.

Description of the studied material. Proximochorate bicavate peridiniacean cysts. One apical and one antapical horns arranged more or less symmetrically. Periphragm typically with non-tabular hair-like processes. Archaeopyle not usually apparent but may take the appearance of a dorsal split in the epicyst. Typical specimens are “hairy”, but some variants have fewer and shorter spines; others have only a reduced ornamentation consisting apparently of spine bases.

Dimensions of the studied material. Spiny specimens (nineteen specimens measured): W 25 [30] 41 µm; L 33 [40] 48 µm. Specimens with reduced ornamentation (eleven specimens measured): W 27 [33] 41 µm; L 38 [44] 57 µm.

Remarks. Forms with reduced ornamentation recorded in the studied material are hard to distinguish from forms of *Subtilisphaera*. The type material of *Palaeohystrichophora cheit* is similar to the Spanish material; the two species may be conspecific.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (ALBERTI, 1961; COOKSON & HUGHES, 1964; CLARKE & VERDIER, 1967; DAVEY, 1970; VERDIER, 1975; FAUCONNIER, 1979; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a; AZÉMA *et al.*, 1990; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; DODSWORTH, 1996, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (ALBERTI, 1961; FECHNER, 1995), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1997; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN, 1999; ČECH *et al.*, 2005), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981; BEGOUEN, 1993), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; FECHNER, 1985; AZÉMA *et al.*, 1990; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (DAVEY, 1970; NICHOLS & JACOBSON, 1982; SINGH, 1983; COURTINAT, 1993; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (WILLIAMS, 1975; FENSOME *et al.*, 2009), western

and eastern North Atlantic (HABIB, 1972, 1977; FAUCONNIER, 1985), north and northwestern of Africa (WILLIAMS, 1978; BELOW, 1981; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1974, 1976, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; TOCHER & JARVIS, 1987, 1994b; JARVIS *et al.*, 1988a; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (ALBERTI, 1961; KIRSCH, 1991), Bohemian Basin (SVOBODOVÁ, 1990; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; ŽITTT *et al.*, 2006), Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981; BEGOUEN, 1993), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (NORRIS *et al.*, 1975; NICHOLS & JACOBSON, 1982; NICHOLS *et al.*, 1982; SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989), Canadian Atlantic continental margin (FENSOME *et al.*, 2009), north of Africa (BELOW, 1984).

Previous records in the Iberian Peninsula. Late Albian (DAVEY, 1979; HASENBOEHLER, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982), Cenomanian (HERNGREEN, 1980; HASENBOEHLER, 1981; MORON, 1981; BERTHOU & HASENBOEHLER, 1982; MASURE, 1984; THUROW *et al.*, 1988; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010), Turonian (MORON, 1981; MASURE, 1984; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; PEYROT *et al.*, 2008) and probable Senonian (RIEGEL, 1974).

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (5107 specimens): *Eucalycoceras rowei* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone; Fuentetoba (1611 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciatus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (1469 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Tamajón (638 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Palaeohystricophora palaeoinfusa FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009
Plate 9, Figs. 4–5

Selected synonymy :

2009 *Palaeohystricophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, p. 51, pl. 8, fig. q-t.

2010 *Palaeohystricophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Palaeohystricophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. “A species of *Palaeohystricophora* with a central body that has a peridinioid shape – i.e. there are two antapical horns, typically asymmetrically disposed.” (FENSOME *et al.*, 2009, p. 51)

Dimensions of the type. L (total) 75 µm; L (endocyst) 44 µm; W (total) 48 µm; W (endocyst) 44 µm; PL up to 4 µm.

Material of the original description. Cenomanian, Scotian Margin, offshore eastern Canada.

Description of the studied material. Proximochorate bicavate peridiniacean cysts. One apical and two antapical horns with the left antapical typically more developed. Periphragm typically with non-tabular hair-like processes. Archaeopyle not observed.

Remarks. The Spanish material attributed to *Palaeohystricophora palaeoinfusa* is morphologically

related to *Palaeohystricophora infusorioides* Var B described by AURISANO (1989) and closely similar to the type described by FENSOME *et al.* (2009) in having a clear peridinioid shape with two asymmetrically arranged horns.

Dimensions. Four specimens measured: W 35 [42] 49 µm; L 48 [67] 77 µm.

Previously reported occurrences. Middle Cenomanian from the Scotian Margin (FENSOME *et al.*, 2009).

Previous records in the Iberian Peninsula. This species has not been previously reported in the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material. Puentevedey (7 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (9 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (50 specimens): *Metococeras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone.

Genus *Ginginodinium* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. LENTIN & WILLIAMS, 1976

Type. *Ginginodinium spinulosum* COOKSON & EISENACK, 1960a, p. 7, pl. 2, fig. 9.

Ginginodinium sp. cf. *Ginginodinium evittii* SINGH, 1983

Plate 7, Figs. 7–10

Selected synonymy for Ginginodinium evittii:

1983 *Ginginodinium evittii* SINGH, p. 135–136, pl. 46, figs. 7–10.

1993 *Ginginodinium evittii* SINGH; BLOCH, SCHRÖDER-ADAMS, LECKIE, MCINTYRE, CRAIG & STANILAND, p. 333.

2003 *Ginginodinium evittii* SINGH; HARRIS & TOCHER, p. 144.

2010 *Ginginodinium* cf. *evittii* SINGH; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.

2011 *Ginginodinium* cf. *evittii* SINGH; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510, fig. 13i.

Original description. “Proximate, peridinioid, cornucavate cysts with one short apical and two short, unequal antapical horns; apical horn, 3 to 7 microns long, 2 to 4 microns wide, and with a blunt tip; the longer antapical horn conical, pointed, 2 to 4 microns long, and situated on the left side; the right antapical horn vestigial, frequently not developed; endophragm and periphragm thin, closely appressed except at the base of the horns (cornucavate); periphragm densely spinulose, spinules about 5 microns long; paratabulation not clearly discernible; paracingulum slightly helicoidal, 4 to 6 microns wide, and delineated by low, parallel, transverse, equatorial ridges; ventral edge of the paracingulum offset by about one paracingular width. parasulcus poorly delimited by a shallow depression narrowing anteriorly on the ventral hypocyst; archeopyle intercalary, type 3I; operculum free, composed of three disassociated paraplates, 1a, 2a and 3a of the appressed layers of endophragm and periphragm.” (SINGH, 1983, p. 135)

Dimensions of the type. L (total) 54 µm; W (total) 41 µm.

Material of the original description. Cenomanian, Canada.

Description of the studied material. Cornucavate peridiniacean, proximate, cysts. One apical and two antapical horns give the cyst an ovoidal, rhomboidal to pentagonal outline. Left antapical horn relatively developed, right antapical horn vestigial. Periphragm with a faint tabular ornamentation

consisting of spinules. Combination archaeopyle of type $(3I_{1a-3a})+P_{3''},@+P_{4''},@+P_{5''},@$; operculum compound in which the precingular plates 3'', 4'' and 5'' remain attached to the cyst along their posterior margin.

Dimensions of the studied material. Ten specimens measured: W 32 [39] 47 μ m; L 39 [52] 61 μ m.

Remarks. The present material differs from the Canadian forms described by this author in having a very reduced ornamentation consisting of penitabular spinules. The Spanish forms are also broadly similar to the German material described by PRAUSS (2006) under the name ?*Ginginodinium* sp. but possess a much more pronounced ornamentation.

Previous records in Cenomanian–Turonian material. *Ginginodinium evittii* has been recorded in the Western Interior Seaway (SINGH, 1983; BLOCH *et al.*, 1993).

Previous records in the Iberian Peninsula. *Ginginodinium evittii* has not been previously reported in the Iberian Peninsula.

Occurrence within the studied material (Ginginodinium sp. cf. Ginginodinium evittii). Puentedey (32 specimens): *Neolobites vibrayeanus* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (22 specimens): *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Condemios (19 specimens): *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* Zone to *Spathites (Ingridella) malladae* Zone.

Subfamily **Deflandreoideae** BUJAK & DAVIES, 1983

Genus *Trithyrodinium* DRUGG 1967 emend. LENTIN & WILLIAMS, 1976

Type. *Trithyrodinium evittii* DRUGG, 1967, p. 20, pl. 3, figs. 2–3, pl. 9, fig. 2.

Remarks. Contrary to the opinion expressed by DAVEY (1969c), the emendation of LENTIN & WILLIAMS (1976) re-instated a 3I archaeopyle.

Trithyrodinium suspectum (MANUM & COOKSON, 1964) DAVEY, 1969 subspecies *suspectum*
(autonym)

Plate 7, Figs. 10–11

Selected synonymy :

1964 *Hexagonifera suspecta* MANUM & COOKSON, p. 9–10, pl. 1, figs. 9–13.

1969b *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY, p. 12.

1970 *Deflandrea suspecta* (MANUM & COOKSON) DAVEY, p. 342, pl. 2, fig. 5.

1975 *Deflandrea suspecta* (MANUM & COOKSON) DAVEY; NORRIS, JARZEN & AWAI-THORNE, p. 344.

1977 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; HABIB, p. 344.

1988 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608, pl. 7, fig. 12.

1988 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; SWEET & MCINTYRE, fig. 8.12.

1989 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; AURISANO, p. 174, pl. 1, fig. 17; pl. 5, fig. 6.

1992 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; COSTA & DAVEY, pl. 3.7, fig. 9.

1992 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; SRIVASTAVA, p. 226–227 pl. 29, figs. 11–12.

1993 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; BEGOUEN, pl. 8, fig. 11.

1993 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; BLOCH, SCHRÖDER-ADAMS, LECKIE, MCINTYRE, CRAIG & STANLAND, p. 341, fig. 5.19.

1996 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; LI & HABIB, p. 22.

1998 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 272, pl. 5, figs. 5–6.

- 1999 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; LAMOLDA & MAO, p. 81.
 2003 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; HARRIS & TOCHER, p. 146.
 2010 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 *Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON) DAVEY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original description. "Shell circular in outline, wall 2.5–4.0 µm thick, two-layered, dotted in surface view, unevenly wavy in optical section due to the thicker outer layer being composed of rod-shaped elements of unequal length. In addition, small, widely spaced warts sometimes occur on the surface. The shell opens somewhat obliquely at one end by the removal of three portions of the wall, the median one of which is hexagonal with alternating short and long sides and the ones on either sides of it, roughly pentagonal. Usually the shell is partially and sometimes entirely enveloped in a delicate, closely opposed, hyaline, membrane. When entire, the membrane has a blunt apical horn and two smaller antapical horns. Slight lateral indentations in the membrane suggest the presence of an equatorial girdle." (MANUM & COOKSON, 1964, p. 9–10)

Dimensions of the type. L (total) 118 µm; W (total) 73 µm.

Material of the original description. Cenomanian, Canada.

Description of the studied material. Proximate, cavate peridiniacean cysts with a spheroidal to ovoidal shape. One apical and two small antapical horns shown by periphragm only. Periphragm thin and laevigate, endophragm thick, granular. Archaeopyle intercalary of type 3I_{1a-3a}; operculum free, compound.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: L non available; W 54–65 µm.

Remarks. Degraded specimens without a periphragm were frequently recorded. Recently, DODSWORTH (2004) described *Trithyrodinium suspectum* subsp. *ukrainensis* from Cenomanian–Turonian Ukrainian material. The subspecies described by DODSWORTH (2004) differs from *Trithyrodinium suspectum* subsp. *suspectum* (autonym) in being smaller and possessing a thicker, more densely ornamented endocyst.

Previous records in Cenomanian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Western Interior Seaway (DAVEY, 1970; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; BLOCH *et al.*, 1993; LI & HABIB, 1996), Arctic Canada (MANUM & COOKSON, 1964) and Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989).

Previous records in Turonian material. North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), Western Interior Seaway (SWEET & MCINTYRE, 1988; SRIVASTAVA, 1992; BLOCH *et al.*, 1993), Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989) and western North Atlantic (HABIB, 1977).

Previous records in the Iberian Peninsula. Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988). This species has not been reported in Turonian material.

Occurrence within the studied material. Puente de Ibañeta (5 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Mammites nodosoides* Zone; Fuentetaja (3 specimens): *Choffaticeras* (*Choffaticeras*) *quaasi* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Condemios (6 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone.

Subfamily **Ovoidinioidae** (NORRIS, 1978) BUJACK & DAVIES, 1983

Genus *Leberidocysta* STOVER & EVITT, 1978

Type. Hexagonifera chlamydata COOKSON & EISENACK, 1962, p. 496, pl. 7, figs. 1-3, 5-8 (basionym).

aff. *Leberidocysta defloccata* DAVEY & VERDIER, 1973

Plate 9, Fig. 12

Selected synonymy for Leberidocysta defloccata:

- 1973 *Hexagonifera defloccata* DAVEY & VERDIER, p. 198, pl. 3, figs. 6, 8.
 1976 *Thalassiphora defloccata* (DAVEY & VERDIER) LENTIN & WILLIAMS, p. 85.
 1978 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT, p. 60.
 1979 *Hexagonifera defloccata* DAVEY & VERDIER; DAVEY, p. 554.
 1979a *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; FOUCHER, p. 194.
 1980 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291, pl. 14, fig. 8.
 1981 *Disphaeria defloccata* (DAVEY & VERDIER) YUN, p. 70.
 1983 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; SINGH, p. 129, pl. 44, figs. 4-6.
 1984 *Craspedodinium defloccatum* (DAVEY & VERDIER) MEHROTRA & SARJEANT, p. 48, 50.
 1988a *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
 1988b *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57 pl. 25, fig. j.
 1990 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PRÖSSL, p. 138.
 1991 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; COURTINAT, CRUMIÈRE, MÉON & SHAAF, p. 656, pl. 5, fig. 2.
 1992 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; DUANE, p. 124, pl. 11, fig. 6.
 1994 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 721.
 1994a *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
 1994b *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 20, pl. 2, fig. 9.
 1995 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; FITZPATRICK, p. 766.
 1995 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 4.
 1996 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; FITZPATRICK, p. 285.
 1996 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; TOCHER & JARVIS, p. 65.
 1998 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; MAO & LAMOLDA, p. 285.
 1999 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; LAMOLDA & MAO, p. 80.
 1999 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; MAO & LAMOLDA, p. 199.
 2000 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PEARCE, p. 145, pl. 9, fig. 6.
 2003 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; HARRIS & TOCHER, p. 145.
 2003 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, pl. 2, fig. 2.
 2009 *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
 2010 aff. *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
 2011 aff. *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER) STOVER & EVITT; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "A species of *Hexagonifera* [*al. Leberidocysta*] having a thick walled, subspherical inner body surrounded by a thin, often extensive outer wall. Both are usually smooth but rarely a minute granulation is present. An apical archaeopyle is always present and is slightly angular, the operculum often remains attached." (DAVEY & VERDIER, 1973, p. 9-10)

Dimensions of the type. Diameter (total) 63 x 90 µm; Diameter (inner body) 38 x 41 µm.

Material of the original description. Late Albian, France.

Description of the studied material. The specimens herein described as aff. *Leberidocysta defloccata* are cavate cysts with relatively thick endophragm and thin periphragm. Archaeopyle not observed. The uncertainty concerning the archaeopyle type prevents any definitive attribution.

Dimensions of the studied material. Two specimens measured: W (endocyst) 29 µm; W (pericyst) 52–71 µm.

Remarks. *Leberidocysta defloccata* differs from *Leberidocysta chlamydata* (COOKSON & EISENACK, 1962) STOVER & EVITT, 1978 in lacking the coarsely verrucose ornamentation of the inner body. The specimens referred herein to as aff. *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER, 1973) STOVER & EVITT, 1978 are only remotely similar to the type.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; DUANE, 1992; PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990), Vocontian Basin (DAVEY & VERDIER, 1973; COURTINAT *et al.*, 1991), Western Interior Seaway (SINGH, 1983).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; TOCHER & JARVIS, 1994b; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; FITZPATRICK, 1995, 1996; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (PRÖSSL, 1990) and the Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991).

Previous records in the Iberian Peninsula. Albien (DAVEY, 1979), Cenomanian (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). This species has not been reported in Turonian material.

Occurrence within the studied material (aff. *Leberidocysta defloccata*). Puentevedey (6 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone to *Mammmites nodosoides* Zone; Fuentetoba (5 specimens): *Spathites* (*Jeanrogericeras*) *subconciatus* Zone to *Spathites* (*Ingridella*) *malladae* Zone; Condemios (2 specimens): *Metoicoceras geslinianum* Zone.

Order **uncertain**

Suborder **uncertain**

Family **uncertain**

Genus *Prolixosphaeridium* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966 emend. DAVEY, 1969

Type. *Prolixosphaeridium deirense* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966a, p.171-172, pl. 3, fig. 2, text-fig. 45.

Prolixosphaeridium conulum DAVEY, 1969

Plate 8, Figs. 5–6

Selected synonymy :

1969a *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY, p. 160-161, pl. 8, figs. 5-6.

1973 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; DAVEY & VERDIER, p. 206.

1979a *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; FOUCHER, p. 194.

1980 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; ROBASZYNSKI, AMÉDRO, FOUCHER, GASPARD, MAGNIEZ-JANNIN, MANIVIT & SORNAY, p. 290-291.

- 1982 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; ROBASZYNSKI, ALCAYDÉ, AMÉDRO, BADILLET, DAMOTTE, FOUCHER, JARDINÉ, LEGOUX, MANIVIT, MONCIARDINI & SORNAY, p. 148-149, 172-173.
- 1984 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; BELOW, p. 634, pl. 9, fig. 2.
- 1985 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; FECHNER, p. 115, pl. 4, fig. 14.
- 1988a *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; JARVIS, CARSON, HART, LEARY & TOCHER, p. 153.
- 1988b *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; JARVIS, CARSON, COOPER, HART, LEARY, TOCHER, HORNE & ROSENFELD, p. 57, pl. 24, fig. f; pl. 25, fig. h.
- 1988 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; MARSHALL & BATTEN, p. 95-96.
- 1988 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; THUROW, MOULLADE, BRUMSACK, MASURE, TAUGOURDEAU-LANTZ & DUNHAM, p. 608.
- 1988 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; UWINS & BATTEN, p. 227.
- 1991 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PRÖSSL, p. 140.
- 1992 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; DUANE, p. 142-143, pl. 18, figs. 1-2.
- 1992 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; SRIVASTAVA, p. 220-222, pl. 23, figs. 3-4.
- 1993 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; COURTINAT, p. 253.
- 1994 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, p. 722.
- 1994a *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 226-227.
- 1994b *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 22, pl. 2, fig. 2.
- 1995 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; FECHNER, p. 134.
- 1995 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; FITZPATRICK, p. 766.
- 1995 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 103, pl. 1, fig. 10.
- 1996 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; FITZPATRICK, p. 285.
- 1996 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; TOCHER & JARVIS, p. 65.
- 1996 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; LI & HABIB, p. 23.
- 1997b *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; LEEREVELD, p. 443.
- 1998 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; MAO & LAMOLDA, p. 285.
- 1999 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; LAMOLDA & MAO, p. 80.
- 2000 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; DODSWORTH, p. 74, 76.
- 2000 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PEARCE, p. 145, pl. 13, fig. 3.
- 2003 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMUNDS, p. 301.
- 2009 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PEARCE, JARVIS & TOCHER, p. 230.
- 2010 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; BARROSO-BARCENILLA, PASCUAL, PEYROT & RODRÍGUEZ-LÁZARO, p. 71.
- 2011 *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY; PEYROT, BARROSO-BARCENILLA, BARRÓN & COMAS-RENGIFO, p. 510.

Original diagnosis. "Shell elongate, ovoidal; shell wall densely granular and bearing moderate number of processes. Processes acuminate to subconical, smooth walled, typically rigid, pointed distally. Processes tend to be aligned in circular manner around shell. Archaeopyle apical." (DAVEY, 1969a, p. 160)

Dimensions of the type. L 47 µm; W 27 µm; PL 11–16 µm.

Material of the original description. Cenomanian, France.

Description of the studied material. Chorate, acavate cysts, with an elongate ellipsoidal central body. Numerous (more than 30), nontabular, distally closed processes that are neither interconnected nor branched. Archeopyle apical, apparently with formula $A_{(1-4)}$.

Dimensions of the studied material. One specimen measured: L (excluding operculum) 52 µm; W 29 µm; PL 15 µm.

Remarks. The specimen recorded at Puente de Ibañeta differs from the type material described by DAVEY (1969a) in having slender processes but is otherwise similar in the shape, size and the granular nature of the autophragm.

Previous records in Cenomanian material. Anglo-Paris Basin (DAVEY, 1969a; DAVEY & VERDIER, 1973; FOUCHER, 1979a; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988a, 1988b; DUANE, 1992;

PAUL *et al.*, 1994; TOCHER & JARVIS, 1994a, 1995, 1996; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000; PEARCE, 2000; PEARCE *et al.*, 2003, 2009), German Basin (FECHNER, 1995), Vocontian Basin (FECHNER, 1985), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; COURTINAT, 1993; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000), north of Africa (BELOW, 1984; UWINS & BATTEN, 1988).

Previous records in Turonian material. Anglo-Paris Basin (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980, 1982; JARVIS *et al.*, 1988b; TOCHER & JARVIS, 1994b, 1995; FITZPATRICK, 1995, 1996; DODSWORTH, 2000), Western Interior Seaway (SRIVASTAVA, 1992; LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

Previous records in the Iberian Peninsula. Barremian (LEEREVELD, 1997b), Cenomanian (THUROW *et al.*, 1988).

Occurrence within the studied material. Puentevedey (3 specimens): *Spathites (Ingridella) malladae* Zone to *Romaniceras kallesi* Zone.

7. BIOESTRATIGRAFÍA

7.1. INTRODUCCIÓN

El avance en la utilización de los dinoflagelados en bioestratigrafía está muy ligado a la investigación y exploración del petróleo en los años sesenta y setenta del siglo pasado que permitió un incremento importante en el número de los especialistas dedicados a los estudios palinológicos. En esta primera época, los datos proceden de estudios de sondeos y no fue hasta bastante más tarde cuando se empezaron a realizar trabajos de detalle sobre secciones de superficie y otras temáticas en los que, además, se relacionaban las zonaciones obtenidas a partir de quistes de dinoflagelados con las basadas en otros grupos de microfósiles, fundamentalmente nannoplancton y foraminíferos.

Todo ello contribuyó al avance en la calidad de los datos, y en este sentido es pionera la primera escala bioestratigráfica de detalle realizada en Europa por CLARKE & VERDIER (1967), quienes definieron cinco zonas y cinco subzonas a partir de la sucesión de las ricas asociaciones de dinoflagelados reconocidas en materiales del Cretácico Superior de la Isla de Wight (S de Inglaterra), ratificando los resultados obtenidos para el Cenomaniense–Turonense por DAVEY *et al.* (1966) en el sondeo de Fetcham Mill (S de Inglaterra).

A partir de este trabajo, se efectuaron varias propuestas de biozonaciones en secciones de diferentes cuencas europeas (WILLIAMS & BUJAK, 1985), estableciéndose escalas bioestratigráficas precisas que se calibraron con otros grupos fósiles (ammonoideos, foraminíferos planctónicos, nannoplacton calcáreo...). Estos autores señalaron que no se podía esperar que las especies de dinoflagelados tuviesen una distribución estratigráfica mundial, y que sus distribuciones fueran sincrónicas.

STOVER *et al.* (1996), en un importante trabajo de recopilación sobre los palinomorfos del Mesozoico y Terciario, indicaron que las zonaciones que se habían mostrado más útiles para un control regional eran las cualitativas y en las que se tenían en cuenta los datos basados en primeras apariciones de taxones, pero que, con frecuencia, eran inadecuadas para las correlaciones con sondeos o con áreas muy alejadas paleogeográficamente, o bien para la correlación entre sedimentos de plataforma y de ambientes profundos.

WILLIAMS *et al.* (2004) además hicieron hincapié en que aunque muchos de los dinoflagelados marinos se encontraban en todos regímenes climáticos, las asociaciones con mayor diversidad se hallaban en los trópicos, y las de mayor abundancia en las zonas neríticas templadas, lo que parecería indicar la existencia de un control latitudinal, e incluso hemisférico, en la distribución de los conjuntos de dinoflagelados. Sin embargo, señalaron que en el Cretácico Superior, las condiciones climáticas fueron más uniformes y extendidas, por lo que es difícil separar muchos taxones de latitudes altas y bajas, aunque hay muchos ejemplos que están bien documentados (p.i. LENTIN & WILLIAMS, 1980; WILLIAMS *et al.*, 1990; MAO & MOHR, 1992).

Entre los trabajos más destacados de las cuencas de Europa en el Cretácico Superior que incluyen biozonaciones con dinoflagelados, se encuentran los de FOUCHER (1976a, 1976b, 1979a, 1979b, 1981, 1983a, 1983b), FOUCHER & ROBASZYNSKI (1977), ROBASZYNSKI *et al.* (1980,

1982, 1983), FOUCHER & MASURE (1983), FITZPATRICK (1995), DODSWORTH (1996, 2000), PEARCE (2000), PRINCE *et al.* (1999, 2008) en materiales de la Cuenca Anglo-parisina, los realizados por PRÖSSL (1990) y KIRSCH (1991), MARHEINECKE (1992) en cuencas alemanas, los de HANSEN (1977), HULTBERG & MALMGREN (1985) y COSTA & DAVEY (1992) en la Cuenca del Mar del Norte y los trabajos de RONCAGLIA & CORRADINI (1997) y de FOUCHER & MONTEIL (1998) en el Tethys.

7.2. ASOCIACIONES REGISTRADAS EN LAS SECCIONES DE LA PLATAFORMA CASTELLANA

Las asociaciones de quistes de dinoflagelados obtenidas no son muy diversas aunque están relativamente bien preservadas. En algunas muestras, el alto contenido en materia orgánica amorfa hizo necesaria la utilización de tratamientos químicos fuertes que implicaron oxidaciones con ácido nítrico o reactivo de SCHULZE que, probablemente, pudieron producir una degradación más acusada en ciertos palinomorfos (DODSWORTH, 1995). Sin embargo, el reducido residuo obtenido al final del tratamiento no permitió la cuantificación de las pérdidas ocasionadas por dichos ataques oxidativos ni tampoco relacionar, con seguridad, las degradaciones detectadas en la pared de algunos ejemplares con procesos diagenéticos o con los tratamientos químicos en el laboratorio.

El patrón de diversidad observado en las asociaciones de dinoquistes de las muestras de las cuatro secciones parece seguir más bien un gradiente proximal-distal, que tener una relación con el contenido en materia orgánica amorfa o con las oxidaciones sufridas. Al contrario, las sucesiones de quistes de dinoflagelados con menor diversidad media eran las que parecen proceder de ambientes proximales, correspondiendo a muestras que tenían poco contenido en materia orgánica amorfa y que, por tanto, no necesitaron tratamientos químicos intensos.

En estas condiciones y a partir de diagramas semicuantitativos se ha llevado a cabo el estudio de la distribución estratigráfica de los taxones identificados en las secciones de Puente de (Fig. 7.1), Fuentetoba (Fig. 7.2), Condemios (Fig. 7.3) y Tamajón (Fig. 7.4). En cada una de las figuras se han colocado las especies teniendo en cuenta el orden de aparición y la abundancia relativa en las asociaciones.

7.2.1. Sección de Puente de

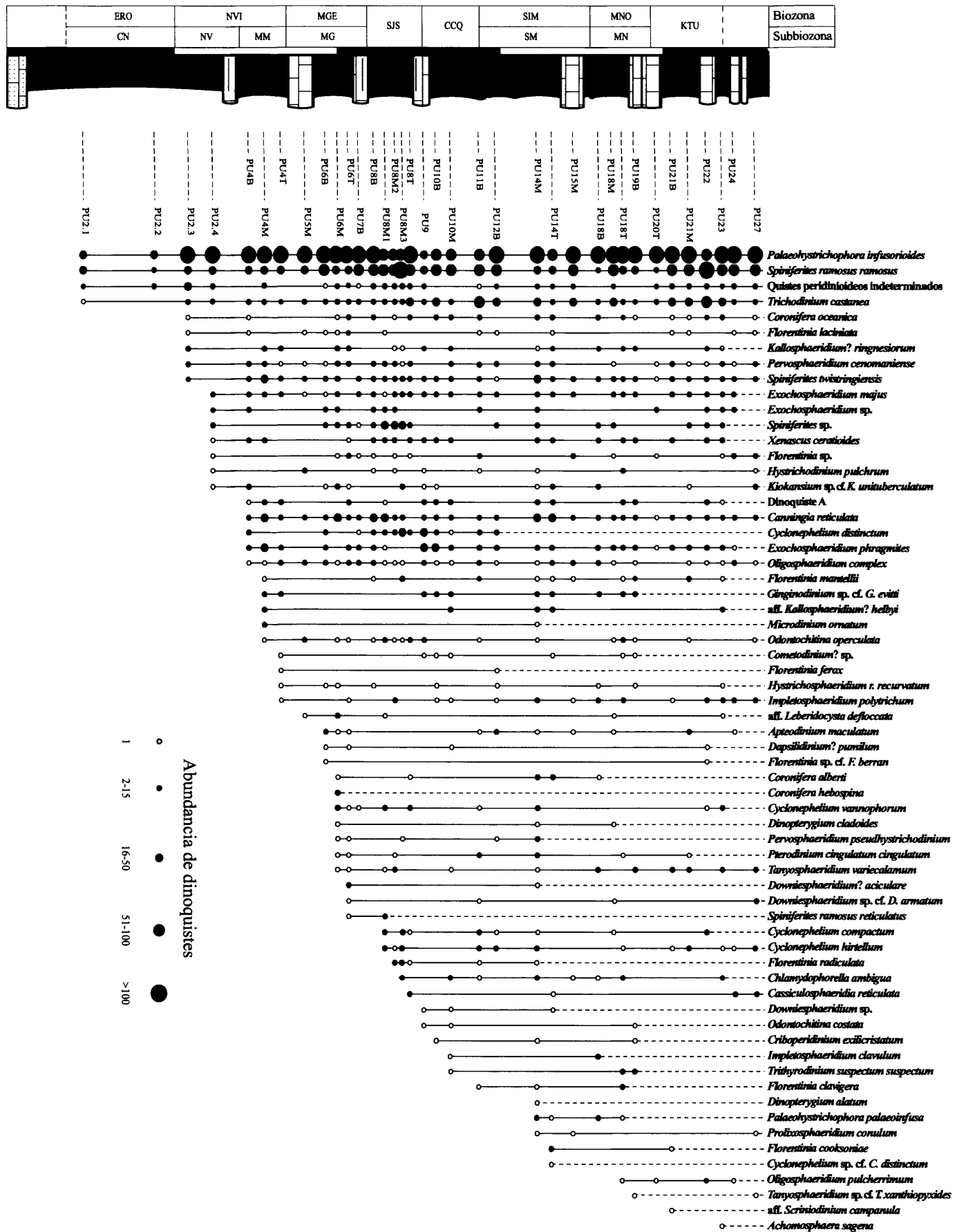
Es la que ha proporcionado las asociaciones más diversas desde el punto de vista cualitativo. Se han identificado sesenta y cuatro taxones de dinoquistes diferentes incluyendo al grupo informal denominado “quistes peridinioideos indeterminados” (Fig. 7.1).

La menor diversidad se ha encontrado en la Biozona *E. rowei* con asociaciones compuestas por *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus*, *Trichodinium castanea* y quistes de peridinioideos indeterminados.

A lo largo del Cenomaniense superior se va produciendo una aparición sucesiva de

Figura 7.1. Distribución bioestratigráfica de los taxones registrados en la sección de Puente de. Biozonas de → ammonites: ERO - *Eucalycoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus*; CCQ - *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammmites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turoniense*. Subbiozonas de ammonites: CN - *Calycoceras (Calycoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammmites nodosoides*.

Figure 7.1. Biostratigraphic distribution of taxa in the Puente de succession. Ammonite Zones and Subzones: → ERO - *Eucalycoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus*; CCQ - *Choffaticeras (Choffaticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammmites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turoniense*. Ammonite subzones: CN - *Calycoceras (Calycoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammmites nodosoides*.



especies de forma que en las biozonas *N. vibrayeanus* y *M. geslinianum* se encuentran representados el 69% del total de los taxones identificados. *Coronifera hebospina* y *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus reticulatus* tienen una distribución restringida al Cenomaniense superior; en el Turoniense Inferior se registró la primera aparición de *Downiesphaeridium* sp., *Odontochitina costata*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Impletosphaeridium clavulum*, *Trithyrodinium suspectum suspectum*, *Florentinia clavigera*, *Dinopterygium alatum*, *Palaeohystrichophora palaeoinfusa*, *Prolixosphaeridium conulum*, *Florentinia cooksoniae*, *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum*, *Oligosphaeridium pulcherrimum*, *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* que representan cerca de 20% del total de los taxones identificados; *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum*, *Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii*, *Microdinium ornatum*, *Cometodinium?* sp., *Florentinia ferox*, *Coronifera albertii*, *Dinopterygium cladoides*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Downiesphaeridium?* *aciculare*, *Florentinia radiculata*, *Downiesphaeridium* sp., *Odontochitina costata*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Impletosphaeridium clavulum*, *Trithyrodinium suspectum suspectum*, *Florentinia clavigera*, *Dinopterygium alatum*, *Palaeohystrichophora palaeoinfusa* y *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* desaparecen en el Turoniense inferior, y el Turoniense medio está caracterizado por la aparición de aff. *Scriniodinium campanula* y de *Achomosphaera sagena*.

Desde el punto de vista cuantitativo, las asociaciones están dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y, en menor medida, por *Spiniferites ramosus ramosus*. Esta relación se invierte en la Biozona *S. (J.) subconciliatus* donde esta subespecie tiene una posición dominante. De manera notable, los taxones atribuidos al género *Cyclonephelium* alcanzan una mayor representación tanto a nivel cuantitativo como cualitativo en las biozonas *S. (J.) subconciliatus* y *Ch. (Ch.) quaasi*.

7.2.2. Sección de Fuentetoba

Las asociaciones registradas en Fuentetoba son relativamente diversas habiéndose reconocido cincuenta y un taxones que incluye al grupo informal denominado "quistes de peridinioideos indeterminados" (Fig. 7.2).

La mayor diversidad se ha encontrado en una de las muestras perteneciente a la Subbiozona *S. (I.) malladae* (FT25) donde se han determinado treinta y ocho tipos de quistes, y la menor en otra de la Biozona *Ch. (Ch.) quaasi* con once tipos de quistes (FT23-2E). En la Biozona *S. (J.) subconciliatus* se registró la primera aparición del 35% de los taxones (*Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Exochosphaeridium* sp., *Kallosphaeridium?* *ringnesiorum*, *Exochosphaeridium majus*, *Coronifera oceanica*, *Oligosphaeridium complex*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Spiniferites* sp., *Florentinia mantellii*, *Florentinia* sp., *Cyclonephelium hirtellum*, *Cassiculosphaeridia reticulata*, aff. *Leberidocysta defloccata*, *Microdinium ornatum*, *Cyclonephelium vannophorum* y quistes de peridinioideos indeterminados) y los restantes aparecen en la base de Biozona *Ch. (Ch.) quaasi* (39%), en la Biozona *S. (I.) malladae* (20%) y en la Biozona *Mammites nodosoides* (6%). Hay que destacar que *Cassiculosphaeridia reticulata* sólo se ha encontrado en el Cenomaniense superior.

Desde el punto de vista cuantitativo, en la parte inferior de la sección correspondiente a las biozonas *Ch. (Ch.) quaasi* y *S. (I.) malladae* las asociaciones están dominadas por *Palaeohystrichophora infusorioides* y, en menor medida, por *Spiniferites ramosus ramosus*; mientras que en la parte superior, las especies dominantes son *Canningia reticulata*, *Exochosphaeridium phragmites* y *Pervosphaeridium cenomaniense*.

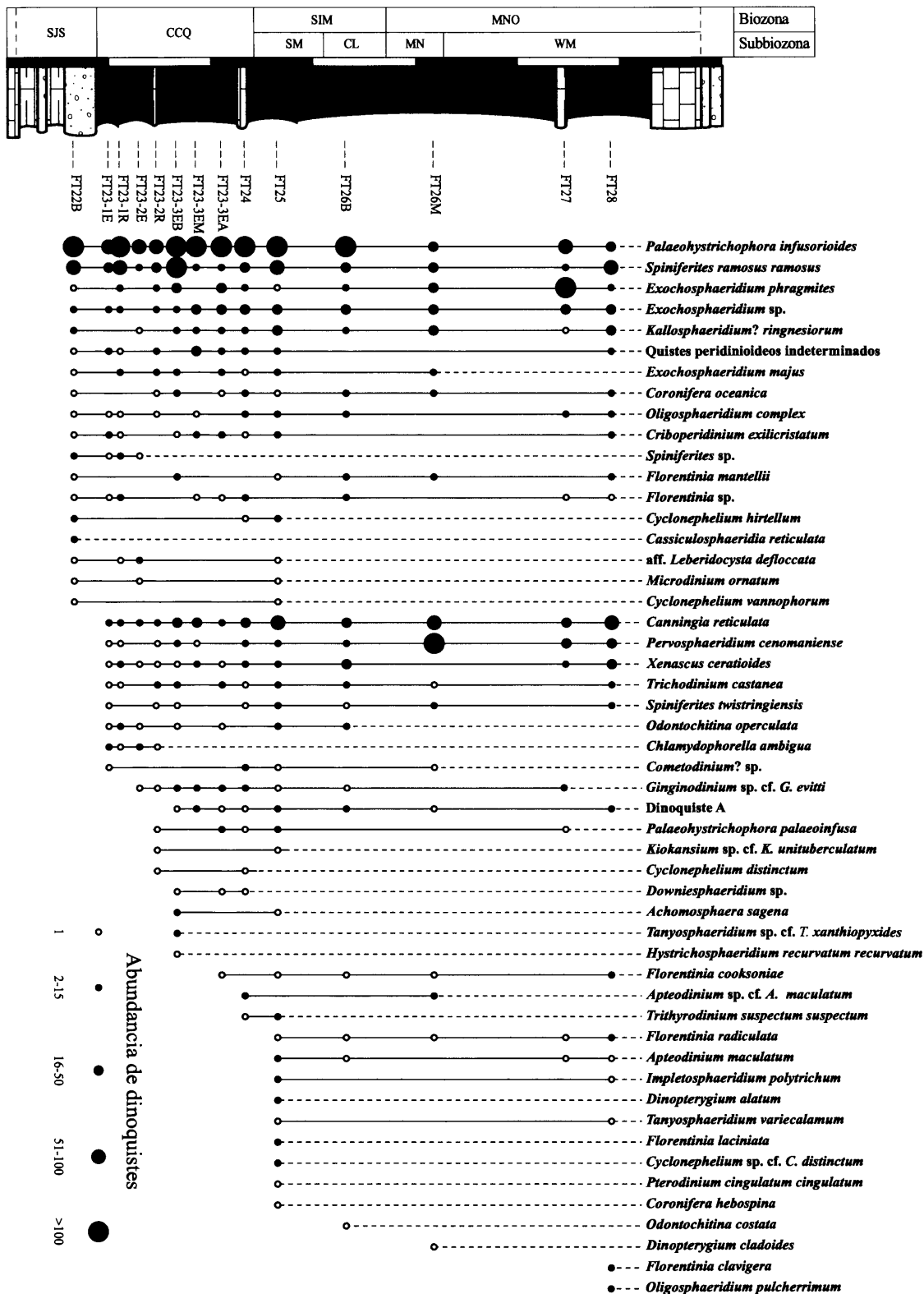


Figura 7.2. Distribución bioestratigráfica de los taxones registrados en la sección de Fuentetoba. Biozonas y Subbiozonas de ammonites: CL - *Choffaticeras (Leoniceras) luciae*; WM - *Wrightoceras munieri*. Las otras abreviaturas de las biozonas y subbiozonas de ammonites son las mismas que las de la Fig. 7.1.

Figure 7.2. Biostratigraphic distribution of taxa in the Fuentetoba succession. Ammonite Zones and Subzones: Ammonite zones and subzones same as Fig. 7.1 and CL - *Choffaticeras (Leoniceras) luciae*; WM - *Wrightoceras munieri*.

7.2.3. Sección de Condemios

En las asociaciones registradas en esta sección se han identificado cuarenta y nueve taxones (que incluyen al grupo “quistes de peridinioideos indeterminados”), alcanzándose la mayor diversidad (veinticinco tipos de dinoquistes) en la Biozona *M. geslinianum* y la menor (cuatro tipos de quistes) en la Subbiozona *Choffaticeras* (*Leoniceras*) *luciae* (Fig. 7.3).

La aparición de los taxones tiene lugar de forma escalonada distinguiéndose cuatro etapas. La primera coincide con la base de la Biozona *M. geslinianum* en donde se han reconocido treinta y dos taxones que representan el 65% de los registrados en esta sección. La segunda concuerda con la parte media de la Biozona *M. geslinianum* en donde se han encontrado por primera vez ocho taxones (16%) y las otras dos etapas, en las que aparecen un 8–11% de nuevos taxones en cada una de ellas, se localizan en la Biozona *S. (J.) subconciatus* y la base de la Subbiozona *Ch. (L.) luciae*. En el primer caso se identifican por primera vez *Oligosphaeridium pulcherrimum*, *Coronifera hebospina*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Achomosphaera sagena* y *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii*, y, en el segundo, *Hystrichodinium pulchrum*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Dinopterygium alatum*, *Florentinia clavigera* y *Chlamydephorella ambigua*.

Especies como *Dinopterygium cladoides*, *Florentinia cooksoniae*, *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum*, *Impletosphaeridium clavulum*, *Odontochitina costata*, *Cyclonephelium compactum*, aff. *Leberidocysta defloccata* tienen una distribución limitada al Cenomaniense superior, de forma similar que *Spiniferites* sp. y *Exochosphaeridium* sp.

En esta sección, los cambios más significativos en las asociaciones tienen lugar en las muestras de la parte superior de la Subbiozona *Ch. (L.) luciae* y en la Biozona *M. nodosoides* donde la diversidad se reduce drásticamente. Sólo hay diez especies *Apteodinium maculatum*, *Canningia reticulata*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Palaeohystrichophora palaeoinfusa*, *Trichodinium castanea*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Impletosphaeridium polytrichum*, *Trithyrodinium suspectum* y la especie referida como Dinoquiste A que se han registrado en intervalo mencionado.

Desde el punto de vista cuantitativo, las asociaciones correspondientes al Cenomaniense superior están dominadas por *Spiniferites ramosus ramosus*, *Exochosphaeridium phragmites* y *Canningia reticulata* y en el Turoniense inferior y medio dominan *Palaeohystrichophora infusorioides* y, en menor medida, *Spiniferites ramosus ramosus*.

7.2.4. Sección de Tamajón

Las asociaciones registradas en esta sección son las menos diversas y sólo se han reconocido treinta y tres taxones, entre los que se encuentra el grupo “quistes de peridinioideos indeterminados”. No se han identificado las especies *Cyclonephelium compactum*, *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum*, *Dapsilidinium? pumillum*, *Dinopterygium* spp., *Florentinia cooksoniae*, *Florentinia ferox*, *Florentinia radiculata*, *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii* y *Hystrichodinium pulchrum* que son frecuentes en las secciones distales de la plataforma (Fig. 7.4).

La mayor diversidad de quistes de dinoflagelados corresponde a las asociaciones reconocidas en la Biozona *S. (J.) subconciatus*, con veintidós taxones, y, la más baja, a las de la Biozona *Ch. (Ch.) quaasi* en donde sólo se han determinado nueve taxones. Más de un 85% de los taxones aparecen en la Subbiozona *Vascoceras gamai* y sólo cuatro especies aparecen por primera vez en la parte superior de la sección. Concretamente, *Oligosphaeridium pulcherrimum*, *Coronifera albertii*, *Florentinia clavigera* y *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* tienen su primer registro en la parte superior de la Biozona *S. (I.) malladae*. *Downiesphaeridium* sp., *Hystrichosphaeridium recurvatum recurvatum*, *Cassiculosphaeridia reticulata* y *Florentinia laciniata*

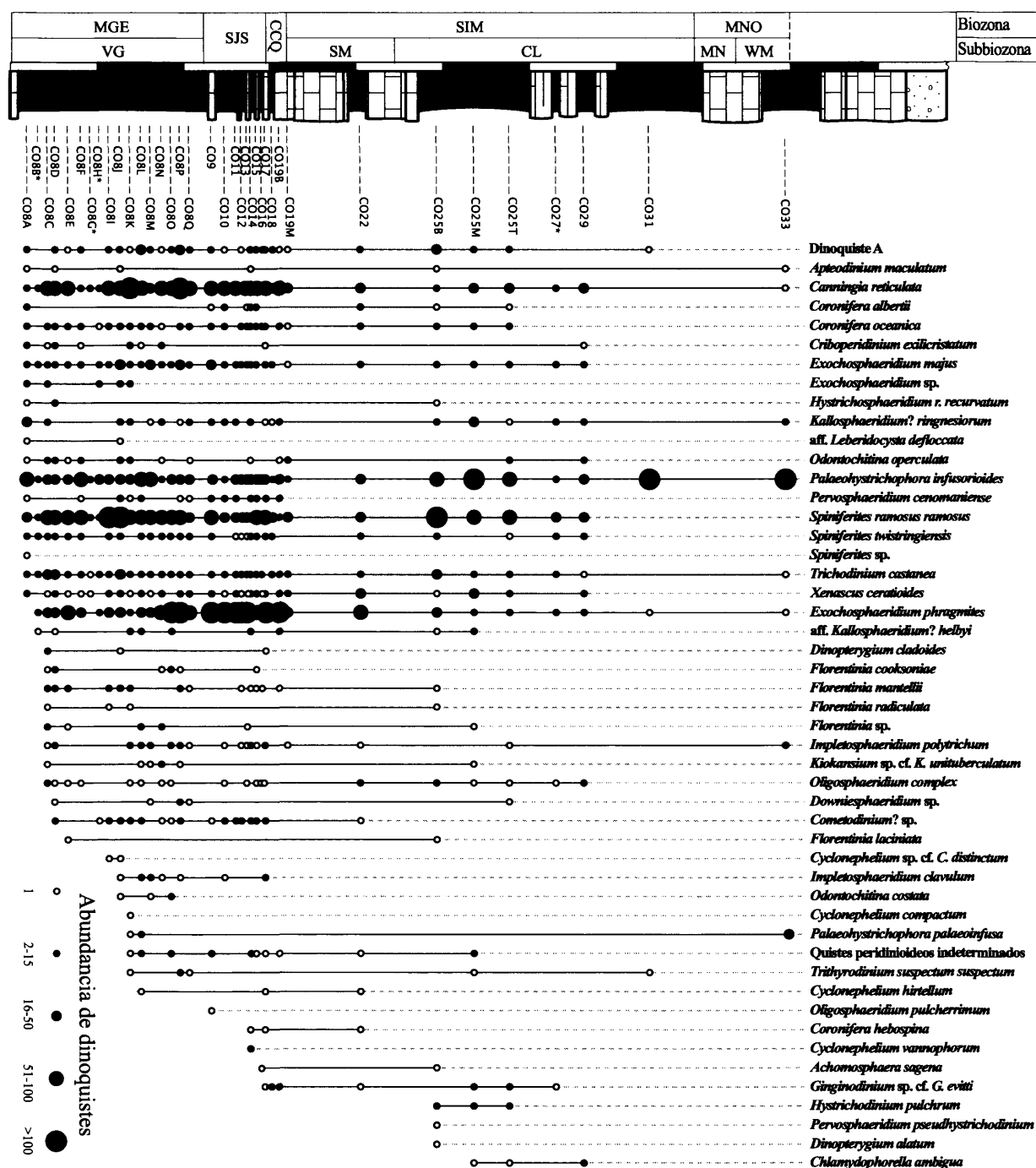


Figura 7.3. Distribución bioestratigráfica de los taxones registrados en la sección de Condemios. Las abreviaturas de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites son las mismas que las de las Figs. 7.1 y 7.2.

Figure 7.3. Biostratigraphic distribution of taxa in the Condemios succession. Ammonite Zones and Subzones same as Figs. 7.1 and 7.2.

se han identificado solamente en materiales del Cenomaniense superior.

Desde el punto de vista cuantitativo, *Spiniferites ramosus ramosus* es dominante en las asociaciones del Cenomaniense superior, mientras que en las del Turoniense inferior hay mayor número de *Palaeohystichophora infusorioides*.

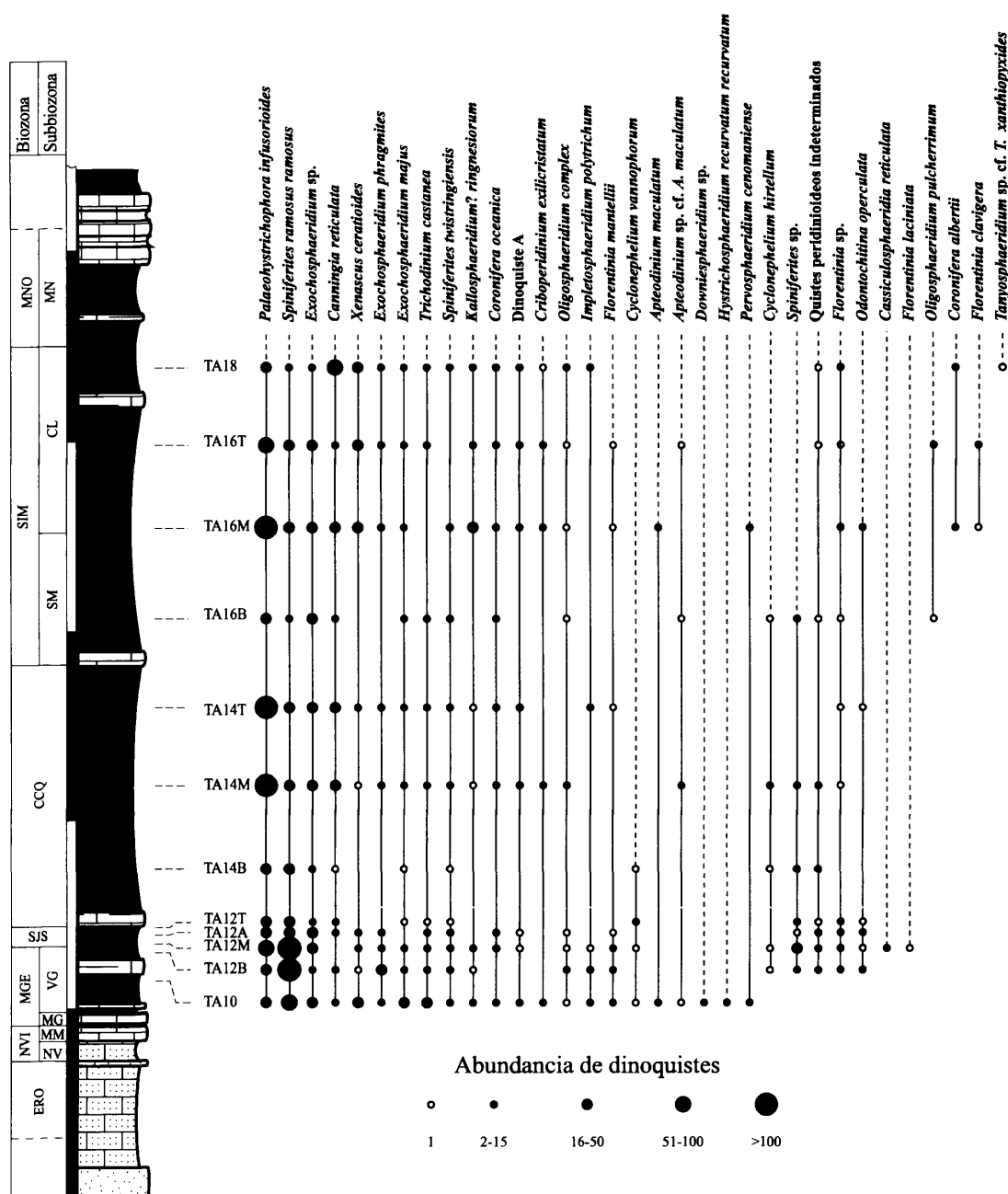


Figura 7.4. Distribución bioestratigráfica de los taxones registrados en la sección de Tamajón. Subbiozonas de ammonites: ER - *Eucalycoceras rowei*. Las otras abreviaturas de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites son las mismas que las de las Figs. 7.1, 7.2.

Figure 7.4. Biostratigraphic distribution of taxa in the Condemios succession. Ammonite Zones and Subzones same as Figs. 7.1 and 7.2 and ER - *Eucalycoceras rowei*.

7.2.5. Patrón sintético de distribución

En las figuras 7.5 y 7.6 se ha representado la distribución estratigráfica de todos los taxones identificados en las muestras analizadas.

Se han reconocido diferencias en la distribución estratigráfica de los taxones en las distintas secciones, en las que pueden haber influido factores ambientales locales que han impedido su presencia y/o conservación. Este es el caso de algunas especies que con una distribución estratigráfica amplia, se han encontrado tanto en materiales del Cenomaniense

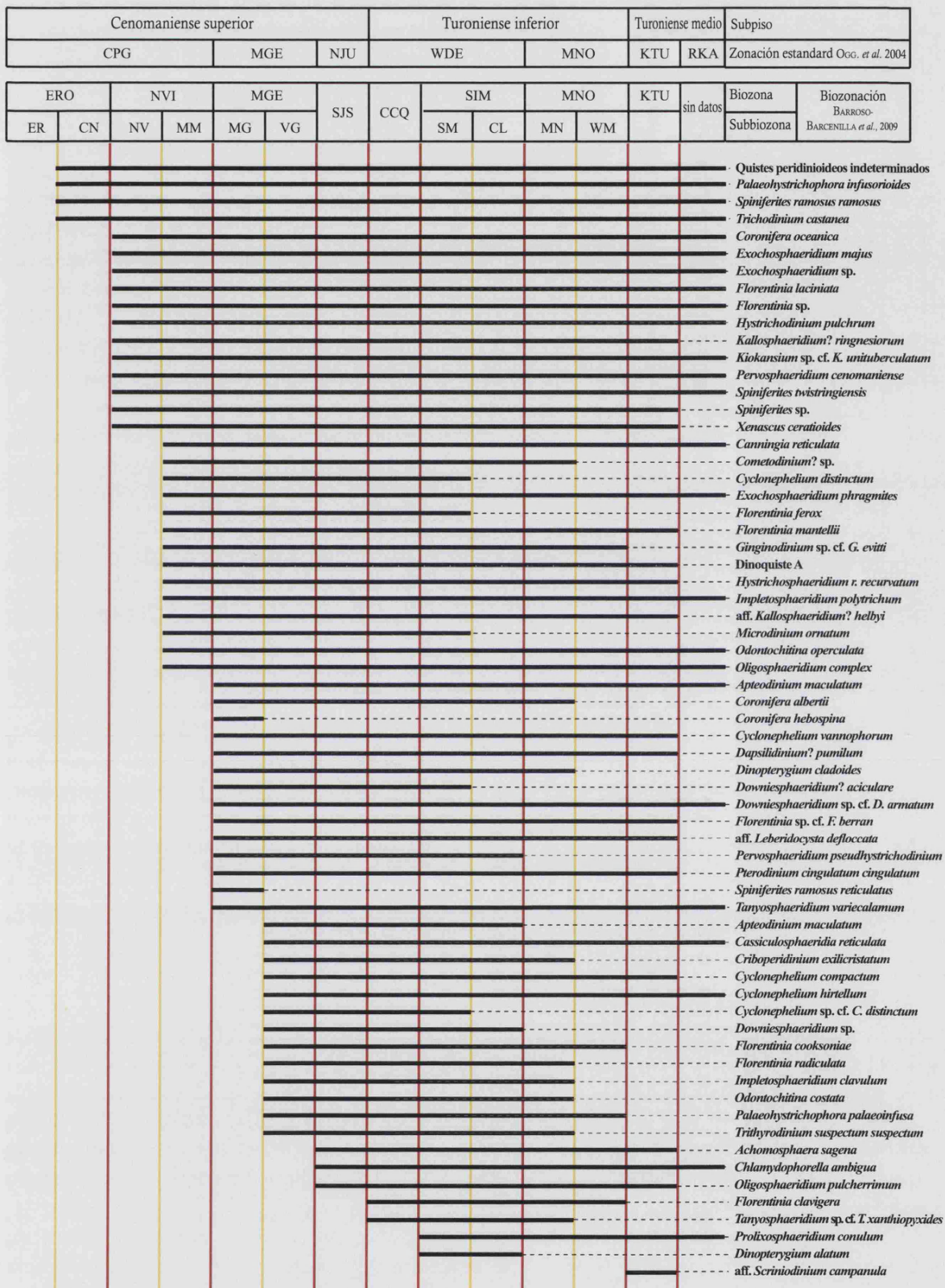


Figura 7.5. Cuadro de distribución sintética de los taxones registrados en la Plataforma Castellana. Las abreviaturas de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites son las mismas que las de las Figs. 7.1–7.4. Las líneas en rojo y amarillo representan los límites respectivos de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites.

Figure 7.5. Distribution chart of taxa recorded in the Castilian Platform. Ammonite Zones and Subzones represented by red and yellow line drawings. Abbreviations same as Figs. 7.1–7.4.

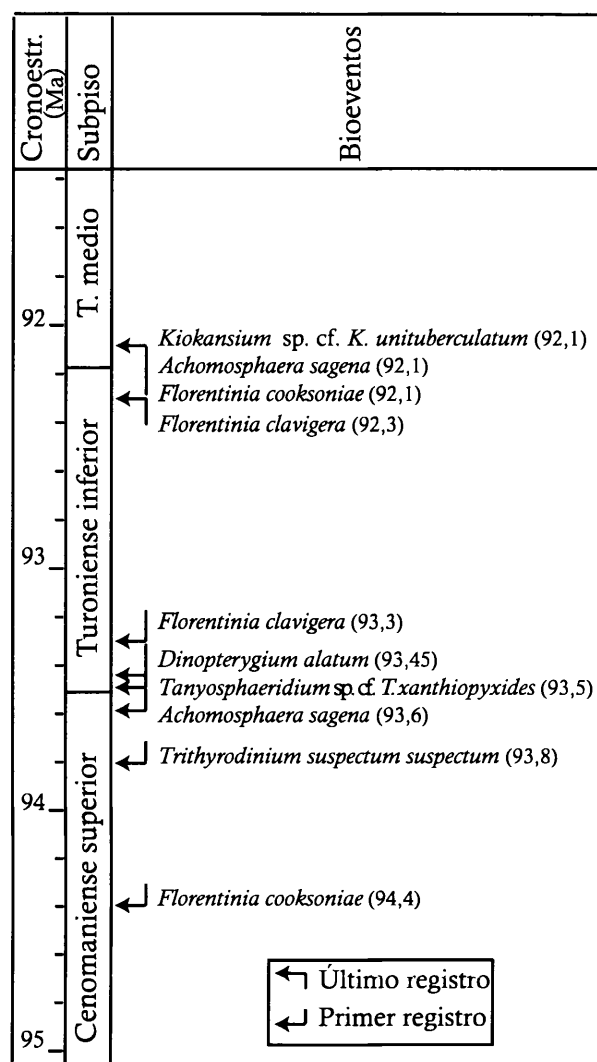


Figura 7.6. Cuadro de distribución de los taxones más representativos en la Plataforma Castellana.

Figure 7.6. Distribution chart of selected taxa recorded in the Castilian Platform.

superior como del Turoniense según la localidad considerada y por tanto nos proporcionan una información bioestratigráfica poco precisa. Se trata de quistes como *Florentinia laciniata*, *Hystrichodinium pulchrum*, *Coronifera albertii*, *Coronifera hebospina*, *Dinopterygium cladoides* y aff. *Leberidocysta defloccata*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Cassiculosphaeridia reticulata*, *Cribroperidinium mexilicristatum*, *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum*, *Florentinia cooksoniae*, *Impletosphaeridium clavulum*, *Odontochitina costata*, *Palaeohystrichophora palaeoinfusa*, *Trithyrodinium suspectum suspectum*.

Sin embargo, hay otro conjunto de especies como *Achomosphaera sagena*, *Chlamydophorella ambigua* y *Oligosphaeridium pulcherrimum*, cuyas primeras apariciones se ha identificado en los niveles superiores del Cenomaniense superior (Biozona S. (J.) *subconciliatus*), o *Florentinia clavigera*, *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Taniosphaeridium xanthiopyxides*, *Prolixosphaeridium conulum*, *Dinopterygium alatum* y aff. *Scrinioidinium campanula* cuyas primeras apariciones en la

Biozona Ch. (Ch.) *quasi* del Turoniense inferior, con distribuciones estratigráficas más limitadas (Fig. 7.5). Estas formas, tal vez después de nuevos muestreos en otras secciones de la cuenca, puedan mostrar un valor en bioestratigrafía y ser utilizadas en correlaciones con otras cuencas.

7.3. COMPARACIÓN CON OTRAS CUENCAS

7.3.1. Península Ibérica

Los trabajos realizados en otras secciones de la Península Ibérica han aportado algunos resultados interesantes desde un punto de vista bioestratigráfico, que se comentarán en este apartado con el fin de comparar y contrastar con las asociaciones reconocidas en nuestro estudio que se han descrito en los apartados anteriores.

El primer trabajo fue llevado a cabo por FOUCHER (en BERTHOU *et al.*, 1980) en materiales del Cenomaniense superior de la Cuenca Lusitánica, señalando la presencia de *Trichodinium castanea*, *Florentinia mantellii*, *Florentinia* cf. *radiculata*, *Florentinia* cf. *resex*, *Coronifera oceanica*, *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium*, *Spiniferites ramosus*, *Kiokansium unituberculatum* y *Xenascus ceratioides*. La mayor parte de las especies reconocidas presentan unas distribuciones estratigráficas muy extensas que en algunas ocasiones se extienden desde el Jurásico Superior hasta el Terciario por lo que tienen poco interés para las correlaciones

bioestratigráficas, si se exceptúan los datos aportados por las especies del género *Florentinia* y *Kiokansium unituberculatum*.

DAVEY & VERDIER (1976) le atribuyeron a *Florentinia mantellii* una distribución estratigráfica desde Albiense hasta el Turoniense medio, que coincide con la reconocida en nuestras secciones (Fig. 7.5) en el intervalo comprendido entre las biozonas *Neolobites vibrayeanus* y *Kamerunoceras turoniense*. *Florentinia radiculata* ha sido documentada desde el Aptiense en Europa (FAUCONNIER, 1979; FOUCHER en ROBASZYNSKI *et al.*, 1980) y desde el Hauteriviense en Marruecos (BELOW, 1982). La aparición, sólo a partir del Cenomaniense, del morfotipo *Florentinia* cf. *radiculata* en Portugal (FOUCHER en BERTHOU *et al.*, 1980) y de *Florentinia radiculata* a partir de la Biozona *M. geslinianum* en el material estudiado, podría entonces estar vinculado a un sesgo paleoecológico. *Florentinia* spp. son más abundantes en las secciones distales por lo que han sido relacionadas con condiciones de mar abierto (Capítulo "Palaeoecology of dinocysts from the Castilian Platform"). Estas preferencias paleoecológicas pueden explicar la aparición de esta especie en materiales que corresponden a pulsos transgresivos. *Kiokansium unituberculatum* tiene un rango estratigráfico relativamente restringido. FENSOME *et al.* (2008a) indican que esta especie desaparece del margen continental del E canadiense en el Cenomaniense Superior. En Europa occidental y en el dominio del Western Interior Seaway, se citan escasos especímenes en materiales del Turoniense Inferior (FOUCHER, 1979a; AZÉMA *et al.*, 1981; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; TOCHER & JARVIS, 1987, 1995; FITZPATRICK, 1995, 1996; LI & HABIB, 1996). Los especímenes asignados a *Kiokansium* sp. cf. *Kiokansium unituberculatum* en la Biozona *K. turoniense* de la sección de Puente de Ibañeta permiten prolongar la presencia de esta especie hasta el Turoniense medio.

El trabajo palinológico efectuado por HERNGREEN (1980) en la sección de Arenero de Xixón (N de España) tiene un interés bioestratigráfico limitado ya que está basado en el estudio de cuatro muestras cuya posición estratigráfica no es muy precisa, y el mismo autor lamenta la ausencia de especies útiles para aportar datos bioestratigráficos.

Los siguientes trabajos realizados sobre materiales de la Península Ibérica fueron llevados a cabo por MORON (1981) y HASENBOEHLER (1981), quienes proponen para la Península Ibérica una primera escala bioestratigráfica basada en dinoquistes. HASENBOEHLER (*op. cit.*) distinguió cuatro zonas para el intervalo Albiense–Cenomaniense medio, la última de ellas denominada "Intervalle-Zone IV à *Palaeohystrichophora infusorioides*", que comprende materiales del Cenomaniense medio y presenta una asociación que además de la especie índice, contiene *Stiphrosphaeridium anthophorum*, *Dapsilidinium laminaspinosum*, *Xenascus ceratioides*, *Dinopterygium alatum* y *Dinopterygium cladoides*, así como otras formas que esta autora dejó en nomenclatura abierta. Las dos primeras especies mencionadas no han sido encontradas en el material estudiado y tienen un rango estratigráfico que sobrepasa al intervalo estudiado. Las especies *Xenascus ceratioides*, *Dinopterygium alatum* y *Dinopterygium cladoides*, que también han sido reconocidas en este trabajo, tienen un rango estratigráfico bastante largo. *Dinopterygium alatum* ha sido citada desde el Barremiense (DAVEY, 1974; BERTHOU & LEEREVELD, 1986) hasta el Eoceno (DE CONINCK *et al.*, 1983) y *Dinopterygium cladoides* desde el Valanginiense/Hauteriviense (HEILMANN-CLAUSEN, 1987) hasta el Oligoceno (BENEDEK, 1972). Como consecuencia, la biozona definida por HASENBOEHLER (1981) no puede usarse para contrastar los datos palinológicos obtenidos en la Plataforma Castellana.

El siguiente trabajo de índole bioestratigráfico fue llevado a cabo por BEGOUEN (1993), que señaló la primera aparición de *Hystrichostrogylon membraniphorum* en el Cenomaniense superior y de *Pervosphaeridium monasteriense*, *Florentinia clavigera*, y *Senoniasphaera rotundata* en el Turoniense inferior. Por el momento, *Hystrichostrogylon membraniphorum* y *Pervosphaeridium monasteriense* no se han reconocido, en la Península Ibérica. *Senoniasphaera rotundata*, especie tradicionalmente considerada como un marcador del Turoniense inferior (PEARCE *et al.*, 2003;

Figura 7.7. Cuadro de distribución de los taxones representativos en sección de Ganuza. Modificado de MAO & LAMOLDA (1998).

Figure 7.7. Distribution chart of selected taxa recorded Ganuza. Modified from MAO & LAMOLDA (1998).

WILLIAMS *et al.* 2004), no se ha reconocido en las asociaciones de la Plataforma Castellana, pero MAO & LAMOLDA (1998, 1999) y LAMOLDA & MAO (1999) la encontraron en el Turoniense inferior de Ganuza (Cuenca Vasco-Cantábrica). *Florentinia clavigera* ha sido identificada en las secciones estudiadas a partir de la Biozona Ch. (Ch.) *quaasi* del Turoniense Inferior. DAVEY & VERDIER (1976), FOUCHER (1979), AZÉMA *et al.* (1981) y PRÖSSL (1990) señalan su presencia como frecuente a partir del Turoniense, pero en otros estudios se citan escasos especímenes en materiales del Cenomaniense superior (MARSHALL & BATTEN, 1988; MAO & LAMOLDA 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999).

La comparación con la biozonación propuesta por MAO & LAMOLDA (1999b) en materiales de la misma edad procedentes de la sección de Ganuza (Fig. 7.7) revela diferencias significativas en la distribución de los quistes de dinoflagelados de la Cuenca Vasco-Cantábrica y de la Plataforma Castellana.

a) Las especies *Chlamydochorella ambigua* y *Oligosphaeridium pulcherrimum*, y las formas referidas a *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* y aff. *Scriniodinium campanula* no se han encontrado en la sección de Ganuza.

b) *Achomosphaera sagena* y *Florentinia cooksoniae* están restringidas al Cenomaniense superior en Ganuza y tienen una distribución limitada al Turoniense en la Plataforma Castellana. *Achomosphaera sagena* es una especie citada a partir del Albiense superior en Europa (DAVEY & VERDIER, 1973; FOUCHER, 1981) y África (UWINS & BATTEN, 1988) y en numerosas ocasiones (BENEDEK, 1972; SCHUMACKER-LAMBRY, 1978; KÖTHE, 1990; IAKOVLEVA *et al.*, 2000) se ha identificado en el Cretácico Superior y Terciario. *Florentinia cooksoniae* ha sido registrada desde el Barremiense en Norteamérica (BRIDEAUX, 1977) y Europa (DUXBURY, 1980) y hasta el Coniaciense en Norteamérica (FENSOME *et al.*, 2008a), Santoniense en Europa (YUN, 1981) y Maastrichtiense en África (SCHRANK, 1987).

c) los rangos estratigráficos de *Dinopterygium alatum* y *Florentinia clavigera* en el corte de Ganuza empiezan en el Cenomaniense y acaban en el Turoniense y en las secciones estudiadas en esta Tesis Doctoral se limitan al Turoniense.

d) MAO & LAMOLDA (1998; 1999) y LAMOLDA & MAO (1999) citan en Ganuza *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Epelidosphaeridia spinosa* y *Senoniasphaera rotundata*, especies que no se han reconocido en la Plataforma Castellana. Sobre la distribución de *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Epelidosphaeridia spinosa* hay diferencias según los autores, ya que unos señalan

Subpiso	Biozonas		Bioeventos
	Foraminíferos	Dinoquistes	
Turoniense Inferior	H. hel		<i>Florentinia clavigera</i> <i>Senoniasphaera rotundata</i> <i>Dinopterygium alatum</i> <i>Senoniasphaera rotundata</i>
	Whitella archaeocretacea	Senoniasphaera rotundata	
Cenomaniense superior			<i>Achomosphaera sagena</i> <i>Epelidosphaeridia spinosa</i> <i>Litosphaeridium siphoniphorum</i> <i>Florentinia cooksoniae</i>
	Rotalipora cushmani	Litosphaeridium siphoniphorum	<i>Litosphaeridium siphoniphorum</i> <i>Achomosphaera sagena</i> <i>Florentinia clavigera</i> <i>Dinopterygium alatum</i> <i>Florentinia cooksoniae</i>

que no se encuentran en materiales más jóvenes que el Cenomaniense superior (FOUCHER, 1979a, 1981; COSTA & DAVEY, 1992; WILLIAMS *et al.*, 2004; DODSWORTH, 2004), pero otros las citan, de manera esporádica, en materiales del Turoniense inferior (CLARKE & VERDIER, 1967, ROBASZYSKI *et al.*, 1982, COURTINAT *et al.*, 1991; FOUCHER & MONTEIL, 1998; DODSWORTH, 2000) sin que nunca lleguen a constituir una parte significativa de las asociaciones.

7.3.2. Cuencas europeas y norteamericanas

Varias biozonaciones basada en dinoquistes han sido definidas para caracterizar el intervalo Cenomaniense–Turoniense. En concreto, serán comentadas y comparadas las escalas propuestas por CLARKE & VERDIER (1967), FOUCHER (1981), FITZPATRICK (1995) y PEARCE (2000) en materiales de la Cuenca Anglo-parisina, y las de WILLIAMS (1975) y HABIB (1977) de materiales oceánicos del E de Canadá y del SE de Estados Unidos, respectivamente (Fig. 7.8).

Como ya se ha señalado, la propuesta de CLARKE & VERDIER (1967) supuso el primer ensayo de construcción de una escala bioestratigráfica basada en quistes de dinoflagelados y a partir de material procedente de secciones de Watcombe Bay (Turoniense-Coniaciense) y de Culver Cliff (Albiense-Campaniense) situadas, respectivamente, en las zonas O y E de la Isla de Wight. Distinguieron la “*Litosphaeridium siphoniphorum* Zone” cuyo límite inferior se estableció con el primer registro de *Palaeohystrichophora infusorioides* y el superior con la última aparición de *Carpodinium obliquicostatum*, *Psaligonyaulax deflandrei*, *Sepispinula? huguoniotii*, *Litosphaeridium siphoniphorum*, *Microdinium setosum* y *Pterodinium pterotum*. Hay que señalar que ninguno de los taxones de las asociaciones de esta zona se ha encontrado en las muestras estudiadas.

El límite inferior de la siguiente zona denominada “*Scriniodinium campanula* Zone” se marcó con el primer registro de *Litosphaeridium siphoniphorum* y el superior con el último registro de *Scriniodinium campanula*, es decir que se extendería desde el final del Cenomaniense (Plenus Marl) hasta el final del Turoniense inferior, y cuyas especies características serían *Dinopterygium alatum*, *Cometodinium obscurum* y *Cyclonephelium hughesii*. Las dos últimas especies no se han encontrados en el material estudiado pero *Dinopterygium alatum* ha sido observado desde la Biozona *M. geslinianum* hasta la última Biozona del Turoniense inferior *M. nodosoides* y tiene una distribución bioestratigráfica comparable a la descrita por CLARKE & VERDIER (1967). Sin embargo, cabe señalar que dicha extensión estratigráfica no se ha confirmado en estudios posteriores. *Scriniodinium campanula* fue descrito en materiales con una edad Santoniense (WILLIAMS *et al.*, 2004) y que, según PEARCE (2000), la “*Scriniodinium campanula* Zone” debe ser redefinida.

La tercera zona fue denominada “*Cyclonephelium membraniphorum* Zone” y correspondía al intervalo Turoniense-Coniaciense/Santoniense. Su base se marcó con la última aparición de *Scriniodinium campanula*, y el límite superior con la última presencia de *Cyclonephelium membraniphorum*. Según los autores de la zona, se debería considerar también el último registro de *Coronifera oceanica*. La especie índice se ha considerado tradicionalmente como un marcador del Turoniense, y su último registro se ha situado en el tránsito Turoniense/Coniaciense (PRÖSSL, 1990; COSTA & DAVEY, 1992). Sin embargo, también se ha citado en materiales atribuidos al Coniaciense (WILLIAMS & BUJAK, 1985; WILLIAMS *et al.*, 2004) o al Santoniense/Campaniense (IOANNIDES, 1986) lo que parece indicar un rango bioestratigráfico mayor. De acuerdo con estos trabajos, la “*Cyclonephelium membraniphorum* Zone” CLARKE & VERDIER tiene que considerarse con cautela. La presencia esporádica de *Scriniodinium campanula* y la ausencia de *Cyclonephelium membraniphorum* entre el material estudiado desaconseja su aplicación en el presente estudio.

WILLIAMS (1975) identificó la “*Cleistosphaeridium polytypes assemblage* Zone” (*al. Kiokansium unituberculatum*), de edad Cenomaniense, y la “*Surculosphaeridium longifurcatum* Peak Zone”, de edad Turoniense en materiales del margen continental atlántico canadiense. La primera zona

Cronoestr. (Ma)						Piso	
99	98	97	96	95	94	93	92
Cenomaniense				Turonienense			
inferior		medio	superior	inferior	medio	superior	
<i>Cleiosphaeridium polytes</i>				<i>Surculosphaeridium? longifurcatum</i>			E. de Canadá WILLIAMS, 1975
<i>Litosphaeridium siphoniphorum</i>		<i>Scripocidium campanula</i>		<i>Cyclonephidium membraniphorum pars</i>			CLARKE & VERDIER, 1967
<i>Epelidosphaeridia spinosa</i>		<i>Sepistipula? huguonoti</i>	<i>Florentinia ferox</i>		<i>Seneciosphaera rotundata</i>		FOUCHER, 1981
<i>Altopodiatum perforatum</i>		<i>Litosphaeridium siphoniphorum</i>		<i>Palyzone 1</i>		<i>Palyzone 2</i>	FITZPATRICK, 1995
<i>Palyzone 3</i>		<i>Cyclonephidium membraniphorum</i>		<i>Seneciosphaera rotundata alveolata</i>		<i>Radiolophidium truncatum</i>	PEARCE, 2000
<i>Litosphaeridium siphoniphorum</i>		<i>Thrinacrodium spectrum</i>		<i>Spiridinium etimoidium</i>			HABIB, 1977
<i>Atlántico Norte</i>		<i>Atlántico Norte</i>		<i>Atlántico Norte</i>		<i>Atlántico Norte</i>	

Figura 7.7. Comparaciones de zonas y subzonas de dinocistas definidos para el E de Canadá (WILLIAMS, 1975), la Cuenca Anglo-parisina (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1981; FITZPATRICK, 1996; PEARCE, 2000) y el Atlántico del Norte (HABIB, 1977).

Figure 7.7. Comparison of the dinocyst zones and subzones defined for the eastern Canada (WILLIAMS, 1975), the Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1981; FITZPATRICK, 1996; PEARCE, 2000) and southern North Atlantic (HABIB, 1977).

contenía, además de la especie índice *Kiokansium unituberculatum*, las especies *Subtilisphaera pontismariae*, *Cribroperidinium? intricatum*, *Cribroperidinium orthoceras*, *Epelidosphaeridia spinosa*, *Florentinia cooksoniae* y *Oligosphaeridium totum*. La segunda estaba caracterizada por las especies *Areoligera* sp., *Callaiosphaeridium asymmetricum*, *Coronifera oceanica*, *Litosphaeridium siphoniphorum*,

Senoniasphaera protrusa, *Subtilisphaera pirnaensis*, así como *Surculosphaeridium longifurcatum*. Con la excepción de *Coronifera oceanica*, *Florentinia cooksoniae* y *Kiokansium unituberculatum*, las especies características de las dos zonas definidas por WILLIAMS (1975) no han sido identificadas en la Plataforma Castellana. Como consecuencia, las diferencias que existen tanto en la composición de las asociaciones como en la distribución bioestratigráfica de los taxones que las integran, incluyendo a *Florentinia cooksoniae* y *Kiokansium unituberculatum*, no permiten aplicar la zonación de WILLIAMS (1975) realizada para el E de Canadá a asociaciones europeas de la misma edad.

HABIB (1977) definió la “*Trithyrodinium suspectum Zone*” (Cenomaniense medio-superior) a partir de las asociaciones registradas en seis sondeos marinos profundos del E de Norteamérica caracterizadas por la presencia de la especie índice *Trithyrodinium suspectum suspectum*. En materiales cretácicos de Gran Bretaña y Mar del Norte, COSTA & DAVEY (1992) señalaron el principio de su distribución en la parte media del Cenomaniense superior. Una edad similar fue confirmada por WILLIAMS *et al.* (2004) a partir de una síntesis bibliográfica y datos inéditos. El reconocimiento de *Trithyrodinium suspectum suspectum* en la Biozona *M. greslinianum* de la sección de Condemios confirma la presencia de este taxón en el Cenomaniense superior y permite la comparación entre las sucesiones de la Plataforma Castellana con las de la “*Trithyrodinium suspectum Zone*” (HABIB, 1977).

El estudio palinológico del Cretácico Superior del N de Francia permitió a FOUCHER (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; FOUCHER, 1981) establecer tres zonas de dinoquistes para el intervalo Cenomaniense–Turonense. La “Interval-zone à *Litosphaeridium siphoniphorum*”, cuyo límite inferior y superior se han situado en el Albiense superior y en la parte superior del Cenomaniense medio, está caracterizada por la presencia de la *Litosphaeridium siphoniphorum* y las primeras apariciones de *Exochosphaeridium arnace*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Odontochitina costata*, *Microdinium reticulatum*, *Rhiptocorys veligera*, *Achomosphaera sagena*, *Leberidocysta defloccata*, *Cyclonephelium hughesii*, *Canningia torulosa*, *Ovoidinium verrucosum* y *Florentinia deanei*. De las doce especies citadas, solamente *Achomosphaera sagena*, *Odontochitina costata* y *Palaeohystrichophora infusorioides* se han identificado en el material estudiado y, junto a ellas, se han reconocido otras formas que se han dejado en nomenclatura abierta como *Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum* y aff. *Leberidocysta defloccata*. La mayoría de los restantes taxones tienen unas distribuciones estratigráficas mucho más extensas por lo que su utilización en bioestratigrafía es limitada.

La “Interval-zone à *Florentinia ferox*” comienza con la primera aparición de *Florentinia ferox* y termina con la de *Senoniasphaera rotundata*. En esta zona, en la parte terminal del Cenomaniense superior, se registra la última presencia de *Microdinium reticulatum*, *Dapsilidinium laminaspinosum*, *Carpodinium obliquicostatum*, *Exochosphaeridium arnace*, *Litosphaeridium siphoniphorum* y *Leberidocysta defloccata*. La especie índice se ha hallado en las subbiozonas *N. vibrayeanus* y *S. (I.) malladae* y su distribución en la Plataforma Castellana coincide con la señalada por FOUCHER (en ROBASYNSKI *et al.*, 1980). Sin embargo, la ausencia de *Senoniasphaera rotundata*, así como el extenso rango estratigráfico de las especies acompañantes, impide una comparación más detallada.

La “Interval-zone à *Senoniasphaera rotundata*” comienza en el Turonense inferior y finaliza con el primer registro de *Senoniasphaera protrusa*, que marca el comienzo del Santoniense, junto con las primeras apariciones de *Heterosphaeridium difficile*, *Florentinia buspina* y *Florentinia? torulosa*. FOUCHER & MONTEIL (1998) y WILLIAMS *et al.* (2004) señalan la aparición de *Heterosphaeridium difficile* en el tránsito Turonense inferior/Turonense medio; *Florentinia? torulosa* se ha observado desde el final del Turonense inferior (PEARCE *et al.*, 2009) o el principio del Turonense medio (FOUCHER & MONTEIL, 1998) hasta el Coniaciense superior (FOUCHER & MONTEIL, 1998) y, recientemente, el primer registro de *Florentinia buspina* se ha marcado en el Cenomaniense superior (PEARCE *et al.*, 2009) y extendido hasta el Santoniense superior (PRINCE

et al., 2008). De acuerdo con los datos expuestos, la “Interval-zone à *Florentinia ferox*” FOUCHER (en ROBASYNSKI *et al.*, 1980) está bien representada en la Plataforma Castellana aunque no se haya identificado la especie *Adnatosphaeridium tutulosum*, que tiene una gran importancia bioestratigráfica, ya que su distribución está restringida al Cenomaniense superior (ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; FOUCHER, 1981; FOUCHER & MONTEIL, 1998; DODSWORTH, 2000; WILLIAMS *et al.*, 2004; PEARCE *et al.*, 2009).

FITZPATRICK (1995), en un estudio palinológico realizado sobre varias secciones de la Isla de Wight, Sussex y Dover, distinguió tres biozonas para el intervalo Cenomaniense terminal–Turonense:

- La “*Palynozone 1*”, cuyo límite inferior se sitúa en el Cenomaniense terminal, con la aparición de *Heterosphaeridium difficile*, *Senoniasphaera rotundata* y *Florentinia buspina* y el superior en el Turoniense inferior. En esta biozona se han reconocido especímenes atribuidos por MARSHALL & BATTEN (1988) a *Litosphaeridium* sp. A.

- La “*Palynozone 2*”, comienza en la parte terminal de la Zona *M. labiatus* y está caracterizada por la primera aparición de la especie *Florentinia? torulosa* y por la gran abundancia de *Cyclonephelium distinctum* y *Heterosphaeridium difficile*. La biozona termina en el Turoniense medio.

- La “*Palynozone 3*”, de edad comprendida entre el Turoniense medio alto–Senoniense, está caracterizada por la desaparición de *Scriniodinium campanula*, e incluye el acmé de *Senoniasphaera rotundata*.

De acuerdo con PEARCE (2000), la biozonación definida por FITZPATRICK (1995) está basada en taxones que tienen una distribución bioestratigráfica muy amplia y es de difícil aplicación. PEARCE (2000) apuntó que la resolución estratigráfica empleada por FITZPATRICK (1995) no permitía establecer con certeza los límites de zonas e indicó que *Heterosphaeridium difficile* y *Senoniasphaera rotundata* aparecen en el registro solamente a partir del Turoniense inferior. Las disparidades que existen en las distribuciones estratigráficas de los taxones que sirven para definir las biozonas de FITZPATRICK (1995) son importantes y hacen que su utilización en bioestratigrafía sea limitada.

En su trabajo de Tesis Doctoral, PEARCE (2000) modificó la zonación previamente propuesta por CLARKE & VERDIER (1967) para materiales del Cretácico Superior de Inglaterra. Para el intervalo Cenomaniense superior–Turonense, PEARCE (2000) definió dos zonas: la “*Litosphaeridium siphoniphorum* Abundance Zone” y la “*Cyclonephelium membraniphorum* Interval Zone”.

PEARCE (2000) no indicó el límite inferior de la “*Litosphaeridium siphoniphorum* Abundance Zone” pero estableció el límite superior en el Cenomaniense terminal, en la Biozona de ammonites *M. geslinianum*, con el final de presencia común (“Last Common Occurrence”) de *Litosphaeridium siphoniphorum* subsp., *Carpodinium obliquicostatum*, *Chlamydophorella ambigua* y *Psaligonyaulax deflandrei*.

La “*Cyclonephelium membraniphorum* Interval Zone” se dividió en dos subzonas: la “*Senoniasphaera rotundata alveolata* Interval Zone” y la “*Raetiaedinium truncigerum* Interval Zone”.

La primera se extiende desde la base de la “*Cyclonephelium membraniphorum* Interval Zone” e incluye la primera aparición de *Oligosphaeridium poculum*, *Senoniasphaera rotundata alveolata*, *Chatangiella ditissima*, *Florentinia ferox*, *Florentinia buspina*, *Florentinia? torulosa* y *Oligosphaeridium pulcherrimum*.

La segunda tiene un límite inferior marcado con el primer registro de *Raetiaedinium truncigerum* y un límite superior que corresponde con el final de la presencia común (“Last Common Occurrence”) de *Cyclonephelium membraniphorum* y el principio de la presencia común (“First Common Occurrence”) de *Oligosphaeridium pulcherrimum*, ambos eventos situados al

nivel del final de la Biozona del braquiópodo *Terebratulina lata* (parte media del Turoniense medio de acuerdo con OGG *et al.*, 2004).

La mayoría de las especies utilizadas por PEARCE (2000) no han sido encontrados en el material estudiado, y la presencia de *Florentinia ferox* y *Oligosphaeridium pulcherrimum* desde el Cenomaniense en la Plataforma Castellana desaconseja su aplicación en el presente estudio.

8. CONSIDERACIONES TAFONÓMICAS

8.1. INTRODUCCIÓN

La Tafonomía es la disciplina de la Paleontología, que se ocupa del estudio de las modificaciones que han experimentado las entidades conservadas en la Litosfera, desde su producción hasta su desenterramiento final (FERNÁNDEZ-LÓPEZ, 1988). Los procesos tafonómicos se agrupan en dos fases denominadas Bioestratinomía y Fosildiagénesis (LAWRENCE, 1968; FERNÁNDEZ-LÓPEZ, *op. cit.*). La primera se ocupa de los procesos que sufren las entidades conservadas desde su producción hasta su enterramiento y, la segunda, de los cambios acaecidos después de su enterramiento.

Actualmente, la Tafonomía es un aspecto indispensable que se debe abordar cuando se realiza cualquier trabajo de índole paleontológica. Su importancia dentro de la Micropaleontología se ha puesto de manifiesto en estudios de nannoplancton (GUERREIRO *et al.*, 2005 y referencias contenidas), foraminíferos (BERKERLEY *et al.*, 2008 y referencias contenidas) y palinomorfos terrestres (TIWARI *et al.*, 1994; BARRÓN & COMAS-RENGIFO, 2007; TRAVERSE, 2007; TWIDDLE & BUNTING, 2010) y marinos (ZONNEVELD *et al.*, 1997; SCHRANK, 2003; MERTENS *et al.*, 2009a). Los trabajos sobre Tafonomía aplicada a dinoflagelados son escasos y se trata, en general, de experimentos realizados en el laboratorio (SCHRANK, 1988; MARRET, 1993; ZIRBEL *et al.*, 2000; PADISÁK *et al.*, 2003; MERTENS *et al.*, 2009a) y estudios de especímenes actuales o fósiles obtenidos a partir de materiales sedimentarios (ZONNEVELD *et al.*, 1997; ZONNEVELD *et al.*, 2001; VERSTEEGH *et al.*, 2002). Los resultados de estas investigaciones indican que las alteraciones tafonómicas experimentadas por los quistes de dinoflagelados pueden ser muy importantes ya que producen un sesgo significativo en las asociaciones registradas. VERSTEEGH & ZONNEVELD (2002) indicaron que no se deben obviar los aspectos tafonómicos porque son indispensables para posteriores estudios de tipo paleoecológico. En este capítulo, se describirán las principales alteraciones tafonómicas reconocidas en los quistes de dinoflagelados del intervalo Cenomaniense-Turonense de la Plataforma Castellana, considerando por separado los aspectos bioestratinómicos (Fig. 8.1A) y los fosildiagénicos (Fig. 8.1B).

8.2. ASPECTOS BIOESTRATINÓMICOS

Las alteraciones experimentadas por los dinoquistes desde su producción hasta su depósito en el fondo oceánico son numerosas e incluyen procesos tanto físicos como biológicos. A continuación se comentarán los distintos mecanismos bioestratinómicos que afectaron sucesivamente a los quistes y los efectos que producen.

8.2.1. Producción

El proceso de producción da lugar tanto a materiales directamente derivados de

entidades biológicas como a elementos indirectos (moldes e impresiones internas o externas). FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1988) distinguió dos tipos de producción de las entidades conservadas. Por un lado, la biogénica que engloba “el proceso tafonómico-paleoecológico por el cual, y a partir de entidades paleobiológicas, se han generado entidades conservadas” y, por otro, la producción tafogénica que incluye los procesos tafonómicos a partir de los cuales las entidades conservadas preexistentes, han generado otras entidades conservadas. Concretamente, la formación de quistes de resistencia debe relacionarse con un proceso de producción biogénica.

La mayor parte de las especies de dinoflagelados tienen una vida libre en las fases de planozigoto y esquizonte, si se exceptúan las formas simbióticas, parásitas y coloniales (EVITT, 1985). DALE (1983) y GODHE *et al.* (2001) indicaron que las comunidades planctónicas de la zona fótica están integradas tanto por dinoflagelados en sus formas móviles como por quistes de resistencia (Fig. 8.1A). Según MATTHIESSEN *et al.* (2005), los estudios sobre asociaciones de quistes de la parte superior de la columna de agua son muy escasos, y uno pionero fue el efectuado por NORDLI (1951) que se ocupó de analizar las variaciones estacionales observadas en el fitoplancton del fiordo de Oslo (Noruega). Este autor, señaló que los quistes de *Lingulodinium machaerophorum* podían permanecer en la zona fótica durante más de un mes después de su producción, pero no pudo precisar si su posterior desaparición estuvo relacionada con el hundimiento de los quistes o con la acción de los depredadores. REID (1978) analizó la distribución de dinoquistes a distintas profundidades en el O del Atlántico Norte, concluyendo que su presencia tanto en aguas superficiales como en el fondo oceánico varía estacionalmente. Sin embargo, según DALE (1976) y REID (1978), las concentraciones de quistes en los fondos oceánicos suelen ser mayores que en las aguas superficiales y de hecho las concentraciones en la zona fótica suelen ser pequeñas y muy variables. NEHRING (1996) y LARSEN *et al.* (1995) indicaron un rango de concentraciones comprendidos entre 100 y 1.000 quistes/litro en medios estuarinos.

Aunque ningún estudio cuantitativo lo haya demostrado formalmente (MATTHIESSEN *et al.*, 2005), los quistes presentes en la zona fótica deben estar afectados por los mismos factores que controlan las fases móviles de las poblaciones planctónicas y que incluyen la depredación o pastoreo, la mortalidad debida a factores fisiológicos propios de cada especie, el parasitismo, la disolución de los compuestos de las tecas o el transporte (REYNOLDS, 2006). El pastoreo por el zooplancton representa un factor regulador importante de la biomasa fitoplanctónica (REYNOLDS, *op. cit.*) y desde un punto de vista paleobiológico y tafonómico, este proceso genera una pérdida de información que depende del grupo considerado. Así, los dinoflagelados heterótrofos de gran tamaño son objeto de una presión de pastoreo menor que los fotosintéticos, por lo que su presencia en los sedimentos puede ser mayor.

8.2.2. Transporte

El descenso del plancton a través de la columna de agua es una etapa que experimentan todos los quistes acumulados en el fondo oceánico (Fig. 8.1A). Consecuentemente, el proceso de entrada de información en la Litosfera implica un proceso de sedimentación y en este sentido, los dinoquistes se pueden considerar como partículas sedimentarias (DALE, 1983, 1996; ANDERSON *et al.*, 1985). Más concretamente, desde un punto de vista hidrodinámico, se comportan como partículas sedimentarias finas (tipo limo o arena fina) que siguen la ley de Stokes (PADISÁK *et al.*, 2003). Así, la velocidad de descenso de una partícula dentro de un fluido se mide por la ecuación:

$$v_s = [2gr^2(\rho - \rho')]/g\eta\Phi$$

en la que v_s , medida en metros por segundo, representa la velocidad de descenso, g la gravedad,

r es el radio de la partícula, ρ' la gravedad específica de la partícula, ρ la gravedad específica del fluido, η la viscosidad del fluido y Φ un factor sin dimensión de resistencia propia de la partícula.

Para una especie planctónica existen tres maneras de aumentar su flotabilidad ("buoyancy") (PADISÁK *et al.*, 2003): disminuir su tamaño celular (aunque esto incrementa el riesgo de depredación), minimizar su gravedad (mediante vacuolas gaseosas o la acumulación de sustancias lipídicas en orgánulos específicos), o aumentar el factor Φ de resistencia propia (por ejemplo, con el desarrollo de grandes procesos). De hecho, los cambios morfológicos observados tanto en quistes (MERTENS *et al.*, 2009b) como en formas móviles de dinoflagelados (ZIRBEL *et al.*, 2000) han sido relacionados con las propiedades físicas del agua. Los autores mencionados señalaron que el alargamiento de los procesos de las formas móviles de ciertas especies favorece su flotabilidad.

Sin embargo, el descenso de los quistes a través de la columna de agua se puede realizar como especímenes individualizados, como agregados de estos o incluidos en materiales fecales ("faecal pellet") (TYSON, 1995; MATTHIESSEN *et al.*, 2005). MATTHIESSEN *et al.* (*op. cit.*) indicaron que la velocidad de descenso de las células individuales es generalmente más lenta que la de los agregados y las partículas fecales. Al respecto, los dinoquistes y las formas móviles tienen un comportamiento hidrodinámico diferente, de forma que los primeros descienden de forma pasiva hacia el fondo, mientras que las segundas nadan. Experimentos realizados en cultivos con parámetros controlados indicaron que la velocidad de descenso de los quistes (del orden de 0,011 y 0,013 cm/s) es mayor que la de las formas móviles (ANDERSON *et al.*, 1985). Observaciones realizadas en la bahía de Bedford (E Canadá) y en los mares de Bellingshausen, Weddell y Scotia (Antártida) han puesto de manifiesto que la velocidad de descenso de los quistes aumenta cuando están agregados entre sí, incluidos en materiales fecales o en la nieve marina (MUDIE, 1996; HARLAND & PUDSEY, 1999). MERTENS *et al.* (2009b) indicaron que los quistes de *Lingulodinium machaerophorum* suelen presentar procesos más alargados en medios

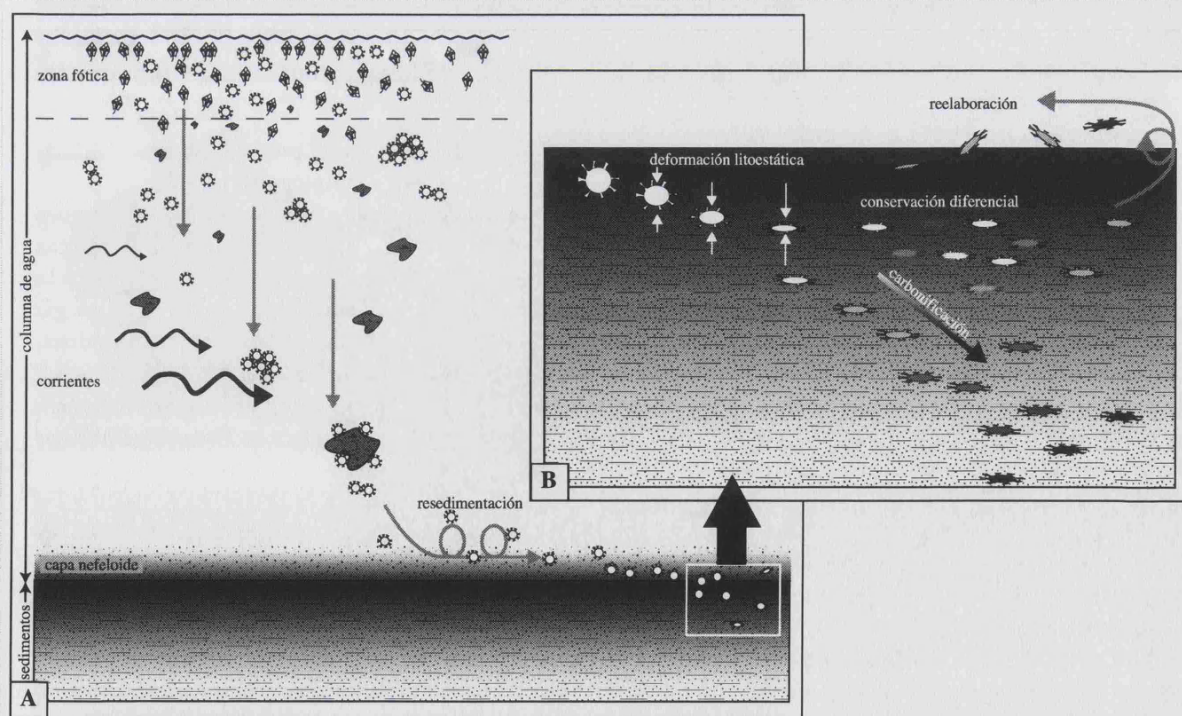


Figura 8.1. Esquema general que ilustra las diferentes alteraciones tafonómicas sucesivas que llevan a la formación de una asociación conservada de quistes de dinoflagelados. A: procesos bioestratinómicos; B: procesos fosildiagénicos.

Figure 8.1. General sketch of the successive taphonomic alterations of fossil dinocyst assemblages. A: biostratinomic processes; B: Fosildiagenetic processes.

acuáticos densos y expusieron que, a pesar de que la mejor flotabilidad se consiga a nivel individual, la variación morfológica de sus procesos favorecía la agrupación de los quistes entre sí (o su incorporación en partículas fecales) y, por tanto, su descenso.

Al margen de las modalidades previamente descritas, el descenso de los quistes a través de la columna de agua puede realizarse de manera vertical u oblicua desde la zona fótica y generar así un transporte lateral de las asociaciones (ZONNEVELD & BRUMMER, 2000).

La dispersión de las comunidades de dinoflagelados y asociaciones de quistes mediante corrientes marinas tiene una importancia que generalmente depende de las condiciones ambientales locales (MATTHIESSEN *et al.*, 2005). ZONNEVELD & BRUMMER (2000) precisaron además que la amplitud del transporte lateral que tiene lugar durante el descenso varía según la estación del año y DALE (1976, 1983, 1986, 1996) y DALE & DALE (1992) indicaron que, por lo general, los quistes encontrados en fondos oceánicos profundos procedían de masas de aguas someras y habían sido transportados por corrientes desde la zona superior del talud o de la plataforma continental.

8.2.3. Sedimentación

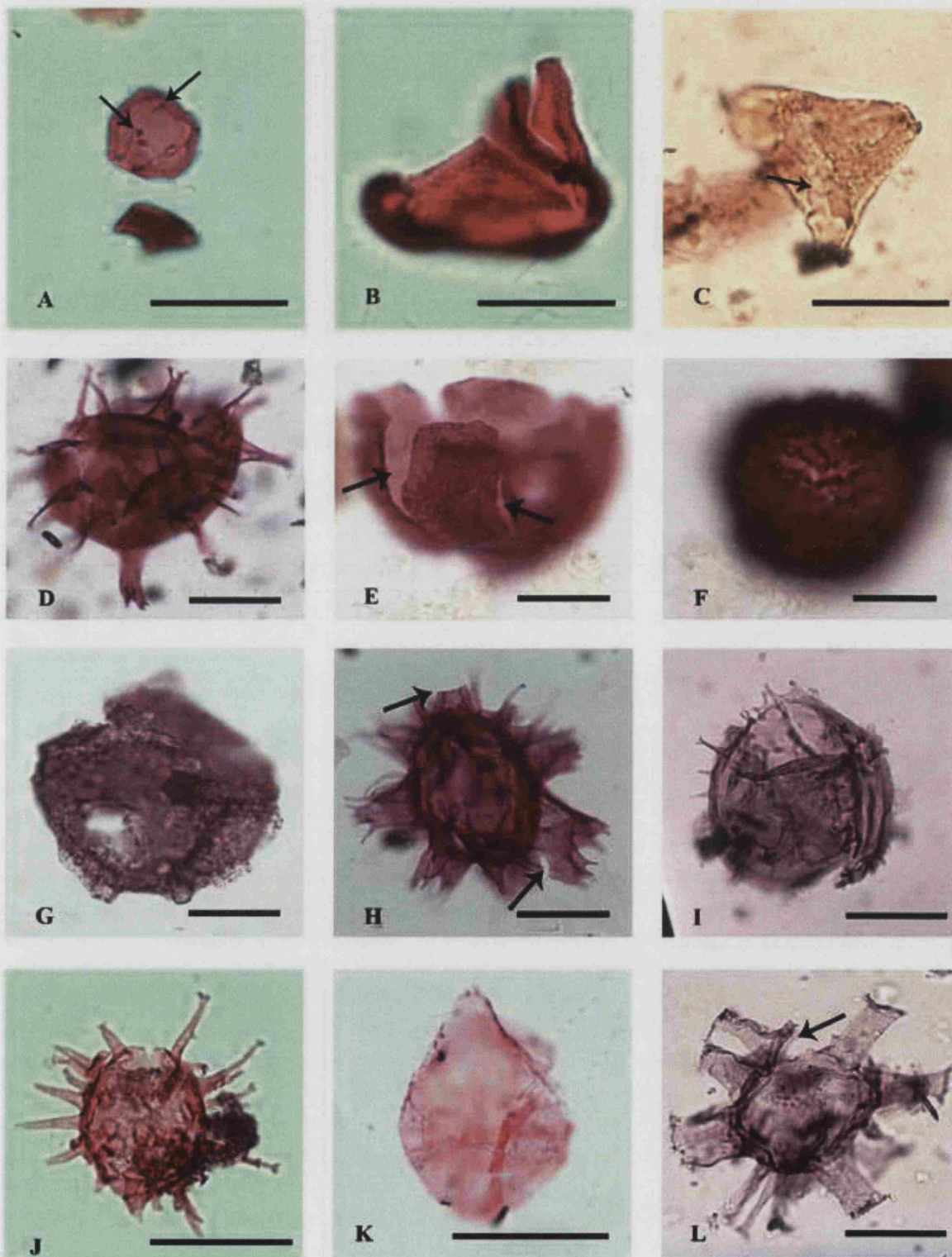
Antes de llegar a los fondos marinos, los quistes en descenso alcanzan un estrato de la columna de agua caracterizado por presentar un alto contenido de lodo en suspensión (Fig. 8.1A). A este estrato se le denomina capa nefeloide (*sensu* LANZA ESPINO *et al.*, 1999) que se caracteriza por poseer una elevada concentración de partículas procedentes de la producción primaria, y la presencia de material biogénico y litológico en suspensión. De acuerdo con HARLAND & PUDSEY (1999) y MATTHIESSEN *et al.* (2005) la capa nefeloide puede alcanzar varios cientos de metros de espesor y suele estar sometida a importantes corrientes laterales. Por lo general, las partículas orgánicas e inorgánicas que se encuentran en esta capa pueden permanecer en suspensión durante centenares de años por lo que, cuando se depositan, no proporcionan información estacional. Además, las partículas al llegar a los sedimentos sufren habitualmente procesos de resedimentación (como se verá más adelante), por lo que las asociaciones de dinocistas

Figura 8.2. Ejemplos de degradaciones físicas. Escala gráfica: 20 µm. A: Rotura de procesos en un acritarco indeterminado (Tramo PU7B); B: Resto fragmentado de una espora de criptógama vascular (Tramo PU7B); C: Grano de polen de *Normapolles* con distintas roturas y corrosiones (Tramo PU4M); D: Pliegues en la pared de un dinociste indeterminado (Tramo PU14M); E: Fragmentación por las suturas de las paraplacas en *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (Tramo PU14T); F: Perforaciones en la pared de un dinociste indeterminado (Tramo PU14T); G: Perforación de gran tamaño de un quiste de *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (Tramo FT27); H-K: Rotura de procesos en dinocistes, H: *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973 (Tramo PU14T); I: *Spiniferites twistringiensis* (MAIER, 1959) FENSOME *et al.*, 1990 (Tramo TA16M); J: *Hystrichosphaeridium recurvatum* WHITE, 1848 (Tramo PU6B); K: *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935 (Tramo PU19B); L: Arranque de un proceso y de su paraplaca en *Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980 (Tramo FT28).

Figure 8.2. Physical degradations observed in palynomorphs. Scale Bar: 20 µm. A: Breakage of processes in an undetermined acritarch (Level PU7B); B: Fragmentation of a spore (Level PU7B); C: fragmentation of a pollen grain of *Normapolles* (Level PU4M); D: Folding of the wall of an undetermined dinocyst (Level PU14M); E: Fragmentation of a specimen of *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (Level PU14T); F: Inframicrometric perforations observed in the wall of a undetermined dinocyst (Level PU14T); G: Big-size perforation of the wall of the cyst *Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987 (Level PU14T); H-K: breakage of dinocyst process, H: Cyst attributed to *Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973 (Level PU14T); I: Cyst attributed to *Spiniferites twistringiensis* (MAIER, 1959) FENSOME *et al.*, 1990 (Level TA16M); J: Cyst attributed to *Hystrichosphaeridium recurvatum* WHITE, 1948 (Level PU6B); K, cyst attributed to *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935 (Level PU19B); L, Pull out of a process with its associated paraplate in *Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980 (Level FT28).

registradas suelen reflejar lapsos temporales importantes, del orden de decenas de años.

En la interfase sedimento-agua, los dinoquistes están afectados por una degradación física proporcional a la energía del medio de sedimentación y/o a la actividad de organismos bioturbadores (en caso de fondos oxigenados). Concretamente, la degradación que los dinoquistes pueden experimentar tanto en la capa nefeloide como en la interfase sedimento/agua, está relacionada con la pérdida de procesos o de paraplacas, la separación del opérculo,



el desgaste y la corrosión de la ornamentación, la abrasión y la rotura completa de la pared en fragmentos diminutos (PEARCE, 2000). Entre el material palinológico analizado en este trabajo de investigación se han observado especímenes con un grado de degradación física variable. Se han encontrado evidencias de degradación ocurridas durante la etapa de transporte en todos los tipos de palinomorfos: dinoquistes (Figs. 8.2D-8.2L; Figs. 8.3A-8.3F), miosporas (Figs. 8.2B, 8.2C), prasinofitos y acritarcos (Fig. 8.2A).

Dentro de los dinoquistes, el patrón de degradación es muy variable y por lo general afecta a la ornamentación, apareciendo procesos truncados (Figs. 8.2H-8.2J) o pérdida de ellos (Figs. 8.2K) y desgastes en la pared (Figs. 8.2G). Además, se han observado frecuentes quistes rotos y fragmentados produciéndose, de forma general, dicha fragmentación siguiendo la dirección de las suturas de las paraplasas (Fig. 8.2E), que en algunos ejemplares llegan a faltar. Así, en las preparaciones estudiadas a menudo se han encontrado procesos y paraplasas aisladas. A pesar de su frecuencia, la degradación y la fragmentación no se puede relacionar sólo con procesos bioestratigráficos, ya que los ácidos utilizados en el laboratorio para la obtención de los palinomorfos también han podido afectar a los especímenes (LEBRETON *et al.*, 2010).

La degradación mecánica de la pared de los dinoquistes puede tener consecuencias taxonómicas ya que su identificación se realiza a partir de características morfológicas. Por ejemplo, la longitud y/o la densidad de los procesos son caracteres que permiten separar especies similares. Por ejemplo, se han identificado especímenes de *Xenascus ceratioides* que incluye formas con numerosos procesos de tamaño variable (Fig. 8.3A) y además, se han encontrado ejemplares con un menor número de procesos (Fig. 8.3B, 8.3C) que podrían atribuirse a *Xenascus plotei*. La presencia de procesos truncados y de cuernos antapicales con numerosas perforaciones nos ha permitido deducir que el menor número de procesos que presentan los ejemplares estudiados se debe a un problema tafonómico y no a la presencia de la segunda especie citada. Asimismo, se ha detectado un problema similar en algunos especímenes de *Pervosphaeridium cenomaniense* que tienen procesos reducidos (Fig. 8.3D-8.3F) característicos de la especie *Pervosphaeridium brevispinum*. Sin embargo, como la gran mayoría de los ejemplares poseen desgastes, perforaciones, pérdida de placas y reducción del número de procesos (Fig. 8.3E-8.3F), se ha interpretado que se trata de quistes degradados de *Pervosphaeridium cenomaniense*.

8.2.4. Degradación biológica

Antes del enterramiento definitivo, los dinoquistes depositados en los sedimentos pueden sufrir degradación por la acción de diferentes organismos depredadores y saprófitos (PERSSON, 2000; PERSSON & ROSENBERG, 2003; PERSSON & SMITH, 2009). Esta actividad destruye selectivamente diferentes tipos de quistes. PERSSON (2000) señaló que son potenciales depredadores los copépodos, ciliados, rotíferos, poliquetos, nemátodos, larvas de crustáceos y alevines de peces, así como algunos dinoflagelados heterótrofos y mixotróficos. De hecho, los quistes representan una importante fuente de nutrientes ya que suelen almacenar lípidos y almidón.

PERSSON & ROSENBERG (2003) dijeron que la actividad de los metazoos bentónicos alteraba significativamente la composición de las asociaciones de quistes, ya que además de ejercer una acción directa sobre éstas, aumentaba el tiempo de exposición al ataque de microorganismos. Con la excepción de algunos niveles, todas las sucesiones estudiadas han mostrado macrofauna bentónica asociada integrada por equinodermos, gasterópodos y bivalvos (BARROSO-BARCENILLA, 2006). Es probable que, aunque no se han hallado evidencias directas, esta macrofauna haya jugado un papel activo (depredación) y/o pasivo (bioturbación, homogeneización, exposición a los microorganismos) en la composición de las asociaciones reconocidas.

Entre los microorganismos que pueden afectar a los dinoquistes se encuentran virus,

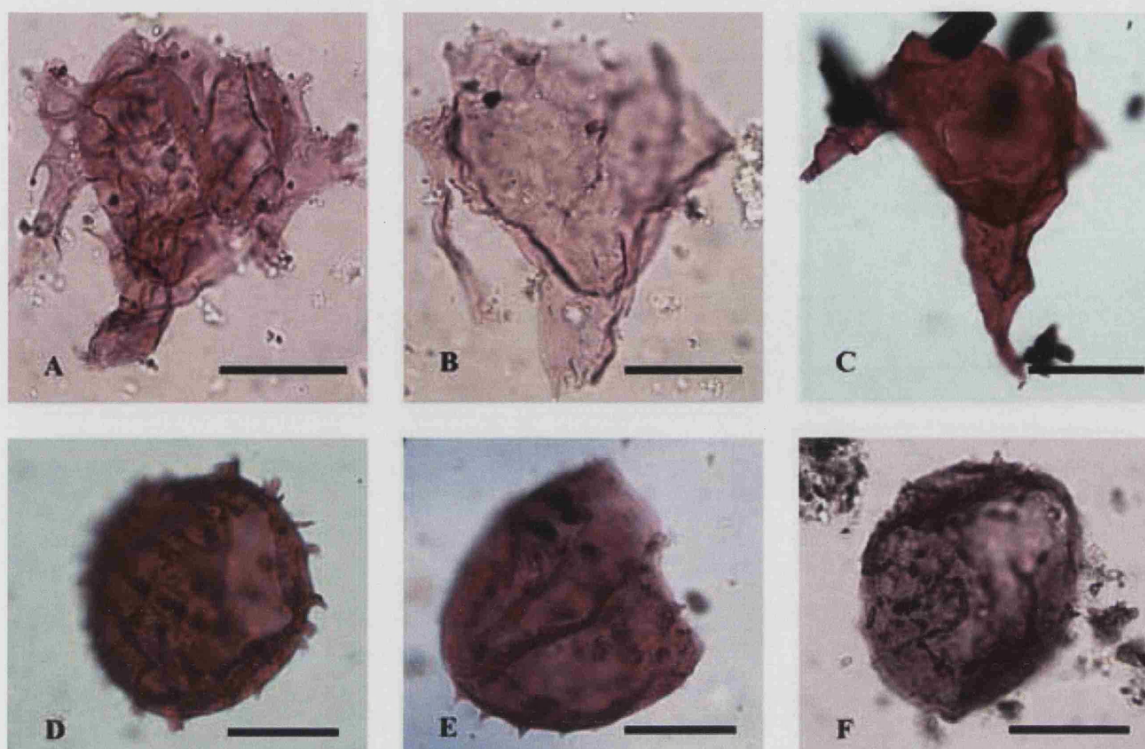


Figura 8.3. Ejemplos de degradaciones físicas. Escala gráfica: 20 µm. A-C: Degradación gradual en *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973, A: Ejemplar completo (Tramo FT28); B-C: Ejemplares con rotura y pérdida de procesos (B, Tramo FT28; C, Tramo PU9); D-F: Degradación gradual en *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982; D: Ejemplar bien conservado (Tramo CO9); E-F: Ejemplares con el autofragma dañado (E, Tramo CO9; F, Tramo FT26).

Figure 8.3. Examples of physical degradations observed in dinocyst. Scale Bar: 20 µm. A-C: Gradual degradation in *Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973, A: Complete specimen (Level FT28); B-C: Broken specimens with evidences of process losses (B, Level FT28; C, Level PU9); D-F: Gradual degradation in *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982; D: Specimen with well preserved autophragm (Level CO9); E-F: Specimens with autophragm damaged (E, Level CO9; F, Level FT26).

hongos y bacterias. En el caso de los primeros, dado su pequeño tamaño (de 10 a 300 nm) y su tipo de vida, no hay grandes probabilidades de detectar señales de su actividad.

YOSHINAGA *et al.* (1995) y LOVEJOY *et al.* (1998) han descrito infecciones bacterianas de formas móviles de dinoflagelados. Estos microorganismos pueden actuar tanto en ambientes óxicos como en anóxicos. Por lo general, cuando el nivel de oxígeno disminuye, las bacterias desnitrificantes comienzan a degradar la materia orgánica. No obstante, TYSON (1995) indicó que esta vía metabólica no está bien representada en los océanos porque la concentración de nitrógeno suele ser bastante reducida; aunque su importancia aumenta con la profundidad ya que la desnitrificación puede actuar en medios pelágicos oxidando el 10–45% de la materia orgánica. Una vez que la totalidad del oxígeno y el nitrógeno ha sido consumido (condiciones euxínicas), las bacterias sulfato-reductoras utilizarán los sulfatos disueltos. De acuerdo con este autor, las bacterias sulfato-reductoras son responsables del 90-95% de la degradación del carbono en ambientes marinos anóxicos y, a pesar de que no se ha podido demostrar la degradación de quistes por la acción bacteriana (PERSSON, 2000), no se puede descartar su incidencia sobre las asociaciones estudiadas en esta Tesis Doctoral.

La acción fúngica hidroliza la pared de distintos tipos de palinomorfos (TRAVERSE, 2007). En el caso de los dinoflagelados, ésta no se ha podido comprobar aunque cabe esperar que los hongos, que se encuentran abundantemente en los fondos marinos, también degraden la dinosporina. ELSIK (1966) y SRIVASTAVA (1976) describieron el resultado de diferentes tipos de

ataques fúngicos sobre la pared de las miosporas. De acuerdo con el primer autor, se pueden diferenciar tres tipos de perforaciones producidas por hongos: (i) circulares simples de 0,25-2 μm de diámetro, (ii) agrupadas de contorno cuadrangular y (iii) ramificadas asimétricas de ~0,25 μm de diámetro. Estos tres tipos se han observado en algunos palinomorfos fósiles como, por ejemplo, en acritarcos paleozoicos (POTTER, *pers. com.*).

Una pequeña parte del material estudiado presenta perforaciones circulares y elípticas que podrían estar relacionadas con la actividad fúngica. Las perforaciones tienen diámetros variables menores de 0,5 μm (Fig. 8.2F) y mayores de 10 μm (Fig. 8.2G). En algunos casos, se han localizado quistes con perforaciones infra-micrométricas y de diámetro superior al micrómetro (Fig. 8.2F). Aunque son escasas, la presencia de hifas en las palinofacies de ambientes proximales podría avalar la degradación por parte de hongos.

8.2.5. Resedimentación

Los quistes depositados en el fondo oceánico pueden ser objeto de procesos más o menos repetitivos de resedimentación o transporte secundario (ZONNEVELD & BRUMMER, 2000). FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1984) definió la resedimentación como “el desplazamiento sobre el sustrato, antes de ser enterrados, de elementos previamente acumulados”. Se trata de un desplazamiento lateral que se puede asimilar a un proceso bioestratinómico y se diferencia claramente de la reelaboración, que implica un desenterramiento previo.

La intensidad del desplazamiento depende tanto de factores intrínsecos como extrínsecos. Estos últimos incluyen agentes biológicos y agentes físico-químicos tales como la topografía del lugar de depósito, las propiedades hidrográficas de las masas de agua y la tasa de sedimentación. Como cabe esperar, la actividad de metazoos bentónicos en el fondo oceánico es susceptible de generar cambios de las condiciones físicas en la interfase sedimento-agua (turbidez y resuspensión del material depositado) y, consecuentemente, producir una alteración significativa de la señal tafonómica (PERSSON & ROSENBERG, 2003).

Entre los factores intrínsecos, cabe destacar el tamaño del quiste, su morfología general (esférica, romboédrica, con o sin cuernos...) y la naturaleza de su pared (quiste proximado, proximocorado, corado, cavado...). Si asimilamos el comportamiento de los dinoquistes al de partículas sedimentarias, su distribución estará controlada por las propiedades hidrodinámicas locales. De acuerdo con HARKER *et al.* (1990) y PEARCE (2000), los sedimentos arenosos que corresponden a ambientes de alta energía tienen un contenido muy pequeño en dinoquistes debido a la acción de corrientes de fondo (“*current winnowing*”). Por el contrario, los sedimentos con una mayor proporción de partículas de menor tamaño (limos) suelen incorporar una cantidad superior de quistes. Así, la abundancia en quistes suele ser mayor en surcos topográficos, tales como depocentros de cuencas, y tiende a aumentar siguiendo un gradiente que va desde la costa hacia el interior del océano. Los resultados obtenidos por DAVEY & ROGERS (1975) y WALL *et al.* (1977), en el caso de materiales actuales, indican que el patrón de abundancia absoluta de los quistes está en relación con la granulometría de los sedimentos que los contienen.

Según HARKER *et al.* (1990), la morfología del quiste es un factor que influye en eventuales fenómenos bioestratinómicos de transporte lateral. Según estos autores, los quistes corados son más abundantes en sedimentos arcillosos o de grano fino correspondientes a ambientes de baja energía. Para llevar a cabo el estudio, se muestrearon únicamente carbonatos de grano fino (<63 μm en la escala de Wentworth-Udden en FLÜGEL, 2004).

Desde un punto de vista textural, la uniformidad de las litologías en las muestras recogidas en las distintas secciones no permite realizar un análisis tafonómico de este tipo.

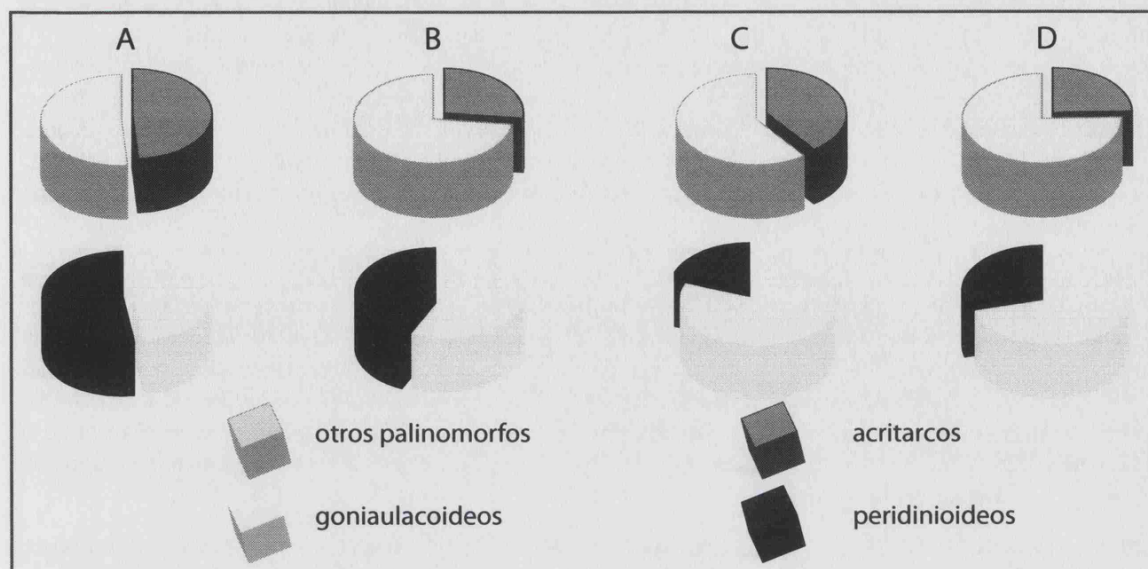


Figura 8.4. Proporción de acritarcos/quistes de dinoflagelados y peridinioideos/goniaulacoideos en Puentedey (A), Fuentetoba (B), Condemios (C) y Tamajón (D).

Figure 8.4. Acritarch/dinoflagellate cyst and Peridinioid/Gonyaulacoid ratios at Puentedey (A), Fuentetoba (B), Condemios (C) and Tamajón (D).

8.3. ASPECTOS FOSILDIAGNÉTICOS

El concepto de fosildiagénesis ha variado a lo largo del tiempo y su separación de la bioestratinomía cambia según los autores (FERNÁNDEZ-LÓPEZ & FERNÁNDEZ-JALVO, 2002). En este trabajo, se seguirá la propuesta inicial de FERNÁNDEZ-LÓPEZ (1984) y se considerarán procesos fósildiagenéticos a las alteraciones tafonómicas ocurridas después del enterramiento inicial de los quistes (Fig. 8.1B) que se asimilan a entidades duripárticas (*sensu* SPICER, 1991). Esta propiedad se debe a la presencia de dinosporina en sus paredes (FENSOME *et al.*, 1993; DE LEEUW *et al.*, 2006) cuya composición y cantidad producida por cada especie están relacionadas con la capacidad de conservación de los dinoquistes. Estudios realizados sobre formas cuaternarias han mostrado que hay una resistencia variable a los tratamientos experimentales dependiendo de la especie (DALE, 1976; MARRET, 1993, ZONNEVELD *et al.*, 1997). DE LEEUW *et al.* (2006) sugirieron que existe una relación proporcional entre la estabilidad geológica y la resistencia química de los quistes, y demostraron que la degradación y la naturaleza química de la dinosporina de cada especie estaban relacionadas con la proporción de grupos alifáticos/aromáticos y de éteres/ésteres.

Las asociaciones estudiadas no muestran evidencias de reelaboración ya que, como indica TRAVERSE (2007), los elementos reelaborados se detectan fácilmente al poseer una edad más antigua, un color más oscuro y, eventualmente, una mayor degradación.

8.3.1. Conservación diferencial

Los factores externos que afectan a la preservación de los quistes se conocen poco, aunque parece que en este proceso se encuentran implicados el contenido en oxígeno, el pH y la actividad microbiana (TRAVERSE, 2007). Este autor publicó que la conservación de palinomorfos en sedimentos es mayor en medios ácidos y reductores que en medios alcalinos y oxidantes y subrayó la sensibilidad de los palinomorfos a la oxidación. Esto se ha podido demostrar en quistes

Figura 8.5. Maduración termica. Escala gráfica: 20 µm. A: *Pterospermella australiensis* (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) EISENACK & CRAMER, 1973 (Tramo TA12B); B, *Cymatiosphaera eupeplos* (VALENSI, 1948) DEFLANDRE, 1954 (Tramo FT23-2E); C, *Micrhystridium* sp. (Tramo TA12A); D, *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov. (Tramo TA12A); E, *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY *et al.*, 1966 (Tramo PU14M); F, *Spiniferites ramosus ramosus* EHRENBERG, 1938 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (Tramo PU4M); G, Espora de criptógama vascular indeterminada (Tramo TA12A); H, grano de polen de *Classopollis* sp. (Tramo CO8A); I, grano de polen de *Atlantopollis* sp. (Tramo PU4M); J, escala colorimétrica de la maduración termica de los granos de polen y esporas reproducida de TRAVERSE, 2008.

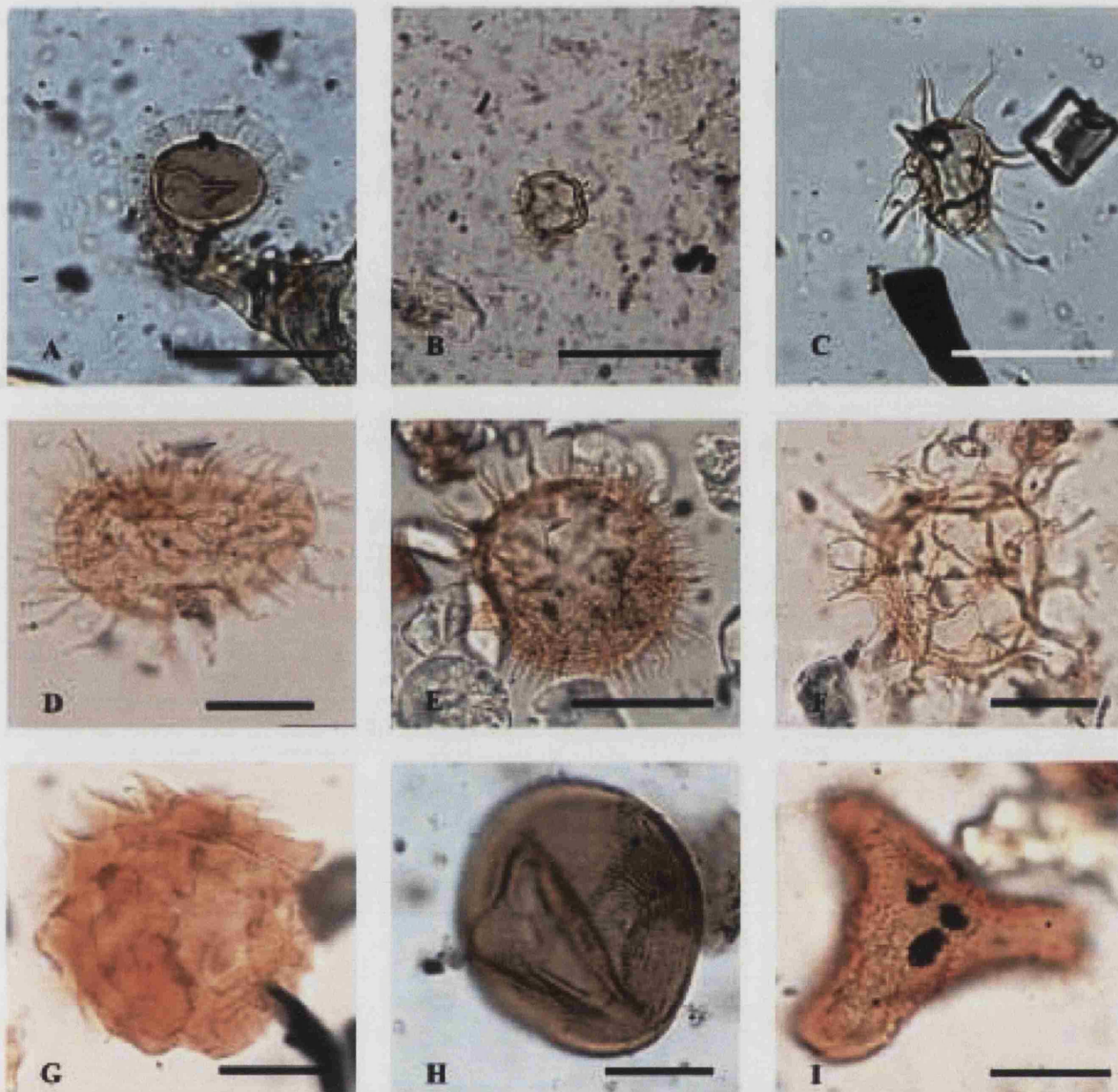
Figure 8.5. Thermal maturation in palynomorphs. Scale bar: 20 µm. A, *Pterospermella australiensis* (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) EISENACK & CRAMER, 1973 (Level TA12B); B, *Cymatiosphaera eupeplos* (VALENSI, 1948) DEFLANDRE, 1954 (Level FT23-2E); C, *Micrhystridium* sp. (Level TA12A); D, *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov. (Level TA12A); E, *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY *et al.* 1966 (Level PU14M); F, *Spiniferites ramosus ramosus* EHRENBERG, 1938 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 (Level PU4M); G, undetermined spore (Level TA12A); H, gymnosperm pollen grain attributed to *Classopollis* (Level CO8A); I, angiosperm pollen grain attributed to *Atlantopollis* (Level PU4M); J, colorimetric scale of the thermal maturation of pollen grains and spores reproduced from TRAVERSE, 2008.

actuales procedentes de fondos abisales del O de Madeira (ZONNEVELD *et al.*, 1997) y del Mar Árabe (ZONNEVELD *et al.*, 2001; VERSTEEGH & ZONNEVELD, 2002), que se han podido clasificar de acuerdo con una escala de resistencia. ZONNEVELD *et al.* (1997) señalaron que los quistes de *Protoperidinium* eran muy sensibles al contenido en oxígeno del fondo oceánico mientras que *Impagidinium* spp., *Operculodinium centrocarpum* y *Spiniferites* spp. eran moderadamente sensibles; *Impagidinium paradoxum*, *Nematosphaeropsis labyrinthus* eran relativamente resistentes, e *Impagidinium aculeatum*, *Impagidinium patulum*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Operculodinium israelianum* y *Polysphaeridium zoharyi* eran muy resistentes.

Se han realizado pocos estudios en los que se relacionen la oxidación con la preservación de dinoquistes pre-cuatnarios. SCHRANK (1988) analizó el efecto de los tratamientos químicos oxidantes para la extracción de palinomorfos en asociaciones marinas del Campaniense superior de Egipto y descubrió que estaban dominadas por el acritarco *Micrhystridium* y que los peridinoideos sufrían una destrucción selectiva, del mismo modo que las asociaciones que se encontraron en niveles con evidencias de oxidación. SCHRANK (2003) en materiales del Campaniense-Maastrichtiense de Egipto identificó niveles dominados por pequeños acritarcos acantomorfos y dinoflagelados como *Dinogymnium* que relacionó con sedimentos atribuidos a ambientes de alta energía. De forma diferente, otros trabajos llevados a cabo en sedimentos del intervalo Cenomaniense-Turonense han sugerido que los dinoquistes peor conservados en niveles en donde se han determinado procesos de oxidación son los gonialulacoideos y no los peridinioideos (DODSWORTH, 1995, 2000, 2004).

Las asociaciones palinológicas obtenidas en las cuatro secciones muestreadas tienen proporciones de acritarcos (en su mayoría atribuidos a *Micrhystridium*) y peridinioideos (en su mayoría atribuidos a *Palaeohystrichodinium*) muy variables (Fig. 8.4). Concretamente, en las secciones de Tamajón y Fuentetoba, los primeros representan aproximadamente la cuarta parte del contenido total de las asociaciones y por el contrario, en las de Condemios y Puente de Yedra tienen una representación del 40 y 49%, respectivamente. Por otra parte, los peridinioideos están mejor representados en Fuentetoba y Puente de Yedra que en Tamajón y Condemios. De acuerdo con los resultados expuestos por SCHRANK (2003), las asociaciones con un número pequeño de peridinioideos y un número elevado de acritarcos podrían reflejar sesgos tafonómicos.

Si tenemos en cuenta las representaciones de acritarcos, gonialulacoideos y peridinioideos en las cuatro secciones (Fig. 8.4) se puede observar que las proporciones relativas de cada grupo taxonómico no varían de manera similar. Esta falta de concordancia sugiere que las asociaciones no han sufrido alteraciones tafonómicas importantes y que los cambios observados reflejan otro tipo de alteración, posiblemente relacionado con diferentes ambientes de sedimentación.



Color de esporas/ pollenes fósiles												
Madurez orgánica térmica	Inmaduro				Maduro, generación de petróleo líquido				gas			negro y deformado
J												

Algunas muestras no han proporcionado palinomorfos, en concreto, de las ciento cuatro muestras tratadas, cinco de ellas dieron resultados palinológicos negativos que corresponden con niveles margocalizos pertenecientes a las biozonas *Metoicoceras geslinianum* y *Spathites (Jeanrogericeras) subconciliatus* de la sección de Fuentetoba y a la Biozona *Mammites nodosoides* de la sección de Tamajón. Las ochenta recogidas en tramos más margosos fueron las más positivas desde un punto de vista palinológico, lo que nos permitiría sugerir que la ausencia

de palinomorfos podría estar relacionada con condiciones desfavorables de conservación relacionadas con el tipo de litología.

8.3.2. Deformaciones

En los niveles de fosilización los quistes estuvieron sometidos a alteraciones diagenéticas inducidas por la presión y la temperatura. Los quistes sufrieron deformaciones tafónicas debido a la presión litostática, que son generalmente unidireccionales y reflejan la carga vertical de los sedimentos. Este tipo de deformación depende tanto de las características litológicas como de las propiedades de los dinoquistes. Así, los de pared fina se han visto más afectados por estas deformaciones que los que tienen pared gruesa, al mismo tiempo que los esféricos no muestran una dirección preferente de deformación y sí la tienen los bilaterales. Este es el caso de los quistes de *Areoligeraceae*, que suelen encontrarse aplastados de acuerdo con la simetría dorso-ventral que presentan (Figs. 8.2E, 8.2G).

Muchos de los ejemplares reconocidos presentan algún tipo de deformación, lo que fue un importante problema a la hora de su identificación. En general, los dinoquistes están deformados según la organización de las suturas de las paraplas localizadas en la proximidad del arqueópilo (Fig. 8.2D). Se ha observado un grado de deformación mayor en los quistes provistos de opérculos con varias placas por lo que es posible que la existencia de opérculo debilite la integridad de los quistes.

La morfología de las distintas especies de *Areoligeraceae* y del grupo de los peridinioides permite inferir una clara disposición en la posición de equilibrio que van a tener en el estrato, así como el patrón de las deformaciones que mostrarán. Así, las especies de *Areoligeraceae* se suelen encontrar preferentemente en vista dorsal o ventral (Figs. 8.2E, 8.2G) y muy pocas veces en vista apical, antapical o lateral; mientras que los peridinioides se observan en vista ventral, dorsal o lateral (Fig. 8.2K), y muy pocas veces en vista apical o antapical. Este hecho puede estar relacionado con el alargamiento longitudinal de estos dinoquistes debido a la presencia de cuernos apicales y antapicales. Por el contrario, como ya se ha señalado, los especímenes que exhiben una forma más o menos esférica o elipsoidal no poseen patrones de deformación claramente definidos.

8.3.3. Carbonificación

La carbonificación es una alteración producida por la acción de la presión de los sedimentos y el consiguiente incremento de la temperatura y está caracterizada por un enriquecimiento de carbono y una pérdida de hidrógeno y oxígeno de la pared de los dinoquistes (TRAVERSE, 2007). Como en el caso de las miosporas, la carbonificación se manifiesta por un cambio de color más o menos oscuro de los quistes, dependiendo de la intensidad de la diagénesis. Sin embargo, este autor señaló que la pared de los acritarcos y dinoquistes posee una composición química más estable y necesita más tiempo y/o presiones más elevadas para oscurecerse que la de las miosporas.

En las asociaciones identificadas, el patrón de color es similar a lo largo de las cuatro secciones estudiadas y va desde el amarillo traslúcido (Figs. 8.5D, 8.5F) hasta el naranja claro (Fig. 8.5E), lo que sugiere un grado de maduración relativamente bajo. De acuerdo con el índice colorimétrico publicado por TRAVERSE (2007, reproducido en la Fig. 8.5J), estos palinomorfos son inmaduros o débilmente maduros.

Asimismo, no se han encontrado diferencias significativas entre el color de los dinoquistes (Figs. 8.5D, 8.5E, 8.5F) y el de los prasinofitos (Figs. 8.5A, 8.5B), acritarcos (Fig. 8.5C), esporas (Fig. 8.5G), granos de polen de gimnospermas (Fig. 8.5H) y de angiospermas (Fig. 8.5I). Todo

ello parece indicar que todos los palinomorfos estudiados han sufrido un proceso diagenético similar y esta homogeneidad parece apoyar la ausencia de reelaboraciones significativas.

9. Palaeoecology of the dinocysts from the Castilian Platform

9.1. INTRODUCTION

The interval including the Cenomanian–Turonian boundary represents an interesting period to study the ecology of fossil dinocysts. A series of stratigraphically well-constrained eustatic changes took place during this period (ROBASZYNSKI *et al.*, 1998) and VOIGT *et al.*, (2006) indicated that the highest sea level of the Phanerozoic occurred near the boundary. This period is further referred as one of the warmest of the Mesozoic (HUBER *et al.*, 1999), but several issues including the climatic latitudinal gradient and intermittent Late Cenomanian cooling events remain debated (VOIGT *et al.*, 2004). The Cenomanian–Turonian interval is also associated with a major perturbation of the global carbon cycle related to one of the most pronounced anoxic events referred to as Oceanic Anoxic Event 2 (OAE2) and the unusual burial of organic carbon in marine environments (SCHLANGER & JENKYN, 1976).

Dinoflagellates represent a potential sensitive planktonic group to study both, primary palaeoproductivity in surface-water and bottom-water conditions including changes in benthic oxygenation (PROSS, 2001). According to the fossil dinocyst record, dinoflagellates communities were variously affected by oxygen-related environmental changes that occurred during the Cenomanian–Turonian interval. Diversified Cenomanian/Turonian dinocyst assemblages have been recorded in various sections from North America (DODSWORTH, 2000) and Europe (PEARCE *et al.*, 2009). The study of other coeval palynological successions indicates low recovery or dinocyst diversity (FITZPATRICK, 1996) or changes in the proportion of the main palynological components (DODSWORTH, 2004). On the Iberian Peninsula, the palynological studies published so far (HERNGREEN, 1980; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999; FERNÁNDEZ-MARRÓN *et al.*, 2010) revealed only a limited influence of the OAE2 on dinocyst assemblages.

The purpose of this chapter was to perform a quantitative comparison of the four dinocyst successions included in this PhD project in order to establish the palaeoecological characteristics of their principal components. An attempt to reconstruct the flooding sequences on the Castilian Platform by mean of palynomorphs has been carried out using two complementing approaches. In a first step, the data provided by miospores, palynofacies and dinocysts from the Puente de Ibañeta, Fuentetoba and Tamajón successions were analysed and compared to detect eventual synchronous changes related to local palaeoenvironmental conditions in a distal–proximal (N–S) perspective. In a second step, the palynological and geochemical characterizations of the Condemios succession have been achieved. This section has been selected to perform a refined paleoenvironmental study involving $\delta^{13}\text{C}$, calcium carbonate and TOC analyses because of the completeness and thickness of the *M. geslinianum*–*Ch. (Ch.) quaasi* zones interval, recognized elsewhere to include the OAE2 (TSIKOS *et al.*, 2004).

9.2. DESCRIPTION OF THE DINOCYST ASSEMBLAGES

9.2.1. Introduction

A total of 104 samples, representing all the ammonite zones from the upper Cenomanian *N. vibrayeanus* Zone to the middle Turonian *K. turoniense* Zone were prepared following the palynological techniques explained in Chapter “Metodología y técnicas de trabajo”. The dinocyst content were characterized on slightly oxidized samples and palynofacies analyses performed on unoxidized residues. The counted and displayed palynofacies entities were translucent and opaque phytoclasts, Amorphous Organic Matter (AOM) and the group including palynomorphs (Fig. 9.1). This latter were further characterized by separate countings in order to distinguish the relative representation of foraminiferal test linings, dinocysts, acritarchs and terrestrial palynomorphs (Fig. 9.1) in the palynological assemblages. Traditional and statistical analyses involving direct and indirect ordinations were performed on subsets of the dinocyst content according to its geographical origin.

9.2.2. Puente de Ibañeta section

At Puente de Ibañeta, the terrestrial component never exceeded 40% of the palynological assemblages (Fig. 9.1). PEYROT *et al.* (2011) also noted the abundant presence of angiosperm pollen grains affiliated to the Normapolles. Marine assemblages showed a higher representation of acritarchs and prasinophytes group and more specifically of the acanthomorph genus *Michrystidium* with respect to Fuentetoba (Fig. 9.3) and Tamajón sections (Fig. 9.5). In a similar way, foraminifer linings were more abundant at Puente de Ibañeta, especially from the *S. (J.) subconciatus* Zone upward, where they represented up to 7% (sample PU9) of the palynofacies. Dinocyst assemblages exhibited the highest diversity (Table 9.2) but were also dominated by *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites* spp. and *Trichodinium castanea*. Higher abundances of the former were recorded at Puente de Ibañeta than at Tamajón (*t*-test: $p < 0.05$). By contrast, the percentages of *Xenascus ceratioides* at Puente de Ibañeta were reduced with respect to Tamajón (*t*-test: $p = 0.02$).

At Puente de Ibañeta, with the exception of the more variable distribution exhibited by *Trichodinium castanea*, the main components of the dinocyst assemblages showed relatively few changes along the section. Nevertheless, the interval corresponding to the *S. (J.) subconciatus* Zone and the lowermost part of the *Ch. (Ch.) quaaasi* Zone (samples PU8M2, PU8M3, PU8T and PU9) was characterized by changing percentages of the principal dinocysts that were recorded. It is worth noting that the Areoligeraceae experienced an increase in abundance attributed to *Cyclonephelium distinctum*. In addition, the base of the *M. nodosoides* Zone (sample PU18B) showed a higher representation of *Palaeohystrichophora infusorioides*, accompanied by smaller percentages of *Spiniferites* spp. and *Trichodinium castanea*.

The Spearman's similarity measures (Table 9.1) revealed positive correlations between Dinoflagellate cyst A (Dinocyst A), *Canningia reticulata* and the group formed by *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium*. In a similar way, *Xenascus ceratioides* and *Gingiodinium* cf. *evittii* were shown to be positively correlated. Conversely, *Palaeohystrichophora infusorioides* and *Spiniferites* spp. were strongly negatively correlated.

The two main factors of the PCA carried out on the Puente de Ibañeta (Fig. 9.2) assemblages account for more than 90% of the total variance. Concretely, the first factor (accounting for 60% of the total variance) reflected the opposition between *Spiniferites* spp. and *Palaeohystrichophora infusorioides*. In addition, *Cyclonephelium* spp., *Xenascus ceratioides*, *Canningia reticulata*, *Odontochitina* spp. and the cysts referred to as Dinocyst A showed positive loadings and were plotted with

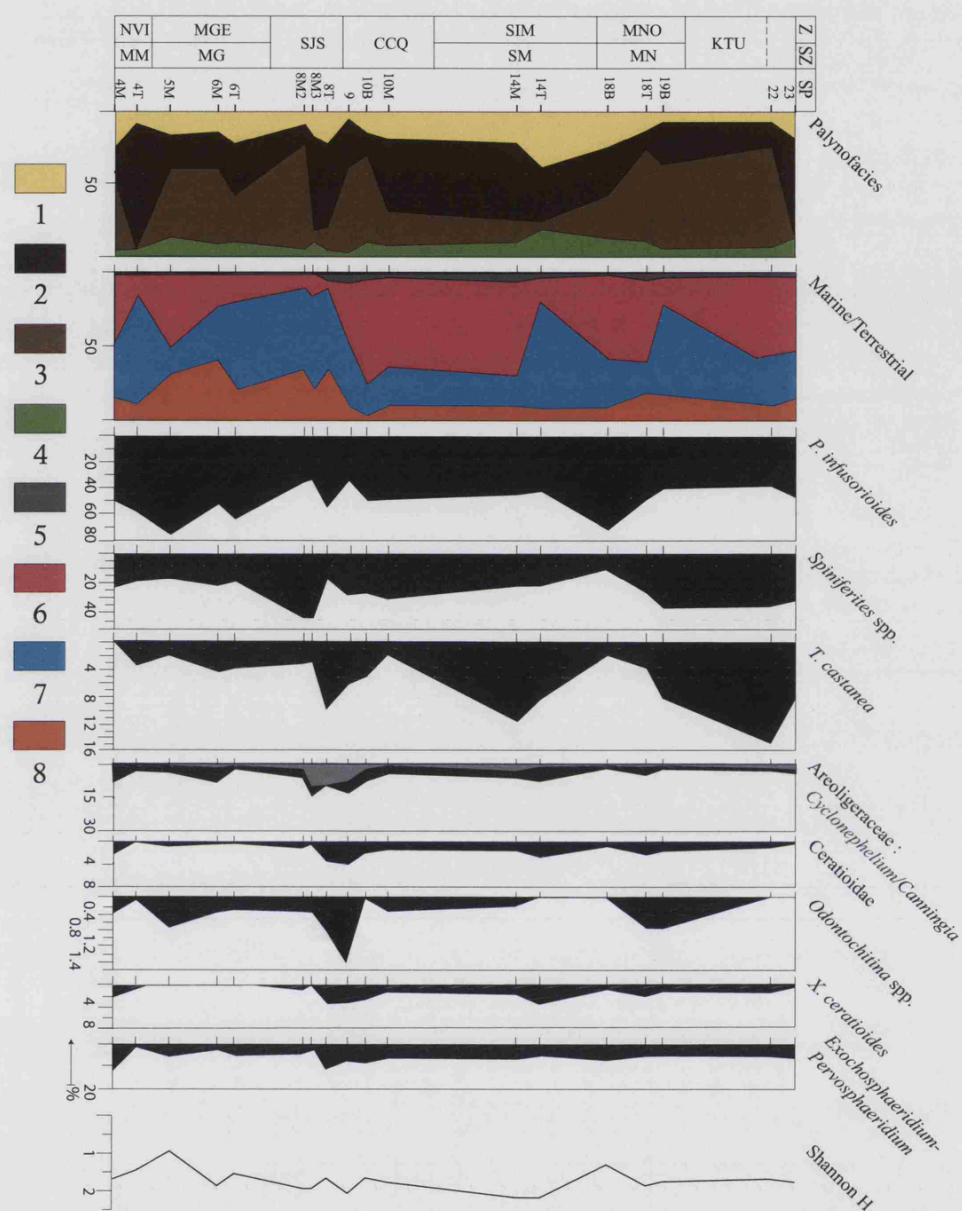


Figure 9.1. Palynofacies and palynomorph percentage diagrams for the Puente de Ibañeta section. Abbreviations: Samples (SP), Ammonite Zones (Z) and Subzones (SZ): NVI - *N. vibrayeanus*, MGE - *M. geslinianum*, SJS - *S. (J.) subconciatus*, CCQ - *Ch. (Ch.) quaasi*, SIM - *S. (I.) malladae*, MNO - *M. nodosoides*, KTU - *K. turoniense*, MM - *M. mosbyense*, MG - *M. geslinianum*, SM - *S. (I.) malladae*, MN - *M. nodosoides*. Codes of color: 1 - translucent phytoclasts, 2 - opaque phytoclasts, 3 - amorphous organic matter, 4 - palynomorphs, 5 - foraminiferal test linings, 6 - acritarchs and prasinophytes, 7 - dinocysts, 8 - terrestrial palynomorphs.

Figura 9.1. Diagrama palinológico y de palinofacies de la sección de Puente de Ibañeta. Abreviaturas: Muestras (SP), Biozonas (Z) y Subbiozonas (SZ) de ammonites: NVI - *N. vibrayeanus*, MGE - *M. geslinianum*, SJS - *S. (J.) subconciatus*, CCQ - *Ch. (Ch.) quaasi*, SIM - *S. (I.) malladae*, MNO - *M. nodosoides*, KTU - *K. turoniense*, MM - *M. mosbyense*, MG - *M. geslinianum*, SM - *S. (I.) malladae*, MN - *M. nodosoides*. Códigos de color: 1 - fitoclastos traslúcidos, 2 - fitoclastos opacos, 3 - materia orgánica amorfa, 4 - palinómorfs, 5 - paredes orgánicas de foraminíferos, 6 - acritarcos y prasinófitos, 7 - dinoquistes, 8 - palinómorfs terrestres.

18 species involved; threshold %>0.2	r_s
<i>Palaeohystrichophora infusorioides</i> - <i>Spiniferites</i> spp.	-0,82
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Florentinia</i> spp.	-0,59
<i>Xenascus ceratioides</i> - <i>Ginginodinium</i> cf. <i>evittii</i>	0,59
<i>Canningia reticulata</i> - <i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i>	0,60
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - dinocyst A	0,76

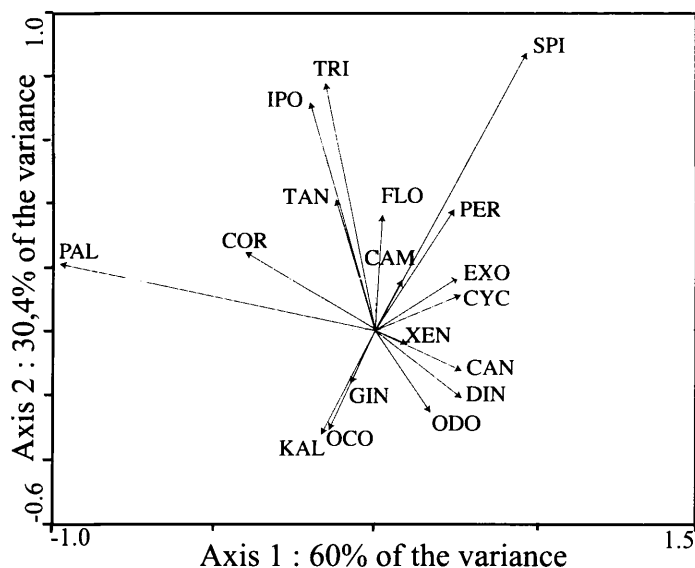
▲ **Table 9.1.** Spearman's rank-order coefficients for some selected taxa from Puentevedy. Values significantly different from 0 with a significance level $\alpha < 0.05$.

▲ **Tabla 9.1.** Valores del coeficiente de correlación de Spearman para taxones representativos de la sección de Puentevedy. Los valores son significativos para $\alpha < 0,05$.

Table 9.2. Diversity measures for the dinocyst assemblages from the Puentevedy section. N - cyst counts, R - species richness, H - Shannon index.

Tabla 9.2. Índices de diversidad obtenidos para las asociaciones de la sección de Puentevedy. N - número de quistes contabilizados, R - riqueza específica, H - índice de Shannon.

samples	N	R	H
PU23	431	27	1,76
PU22	411	22	1,69
PU19B	270	22	1,79
PU18T	275	24	1,88
PU18B	281	20	1,29
PU14T	303	26	2,21
PU14M	483	41	2,19
PU10M	297	25	1,76
PU10B	250	18	1,66
PU9	251	20	2,08
PU8T	346	18	1,66
PU8M3	281	20	1,95
PU8M2	288	23	1,92
PU6T	332	27	1,55
PU6M	282	27	1,88
PU5M	267	12	0,94
PU4T	291	16	1,45
PU4M	276	18	1,70



▲ **Figure 9.2.** Scatter diagrams of axis one and two of the Principal Components Analysis (PCA) of dinocyst assemblages from Puentevedy. The arrows for the 18 most relevant taxa points in the direction in which their abundance value increase. Abbreviations for taxa: CAN - *Canningia reticulata*; CAM - *Chlamydothorella ambigua*; COR - *Coronifera* spp.; CYC - *Cyclonephelium* spp.; DIN - Dinoflagellate cyst A; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PER - undetermined peridinioids; SPI - *Spiniferites* spp.; TAN - *Tanyosphaeridium variecalamum*; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

▲ **Figura 9.2.** Análisis de Componentes Principales (ACP) de las asociaciones de dinoquistes de Puentevedy. Las flechas señalan la dirección en la que aumenta la abundancia de los 18 taxones más relevantes. Abreviaturas: CAN - *Canningia reticulata*; CAM - *Chlamydothorella ambigua*; COR - *Coronifera* spp.; CYC - *Cyclonephelium*; DIN - Dinoquiste A; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PER - peridinioideos indeterminados; SPI - *Spiniferites* spp.; TAN - *Tanyosphaeridium variecalamum*; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

Spiniferites spp. By contrast, the second factor (30.4% of the total variance) determined the opposition between *Canningia reticulata*, Dinocyst A, *Oligosphaeridium complex*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Gingidinium* cf. *evittii* and both ceratiacean species and all other species. Other interesting result concerns the relatively small loading of *Palaeohystrichophora infusorioides* on this axis.

9.2.3. Fuentetoba section

Apart from a barren interval corresponding to the massive limestones and marly limestones from the lower part of the *S. (J.) subconciatus* Zone (FT17, FT19, FT20, FT21), the section yielded diverse assemblages and relatively well preserved specimens. The terrestrial component was greatly reduced and represented a significant part of the total palynomorph assemblages only in the lower part of the section (Fig. 9.3). The Fuentetoba dinocyst assemblages differed from those of Tamajón (Fig. 9.5) in showing globally higher percentages of *Palaeohystrichophora infusorioides* (*t*-test: $p=0.04$), *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* and lower percentages of *Spiniferites* spp. (*t*-test: $p=0.04$), *Trichodinium castanea* (*t*-test: $p=0.07$) and *Xenascus ceratioides*.

According to its palynological content, the Fuentetoba section can be divided into three intervals. The lower interval extends from the upper Cenomanian to the middle of the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone. This interval was marked by a stronger, although very variable, terrestrial influence (Fig. 9.3). The dinocyst assemblages were characterized by higher percentages of *Palaeohystrichophora infusorioides* and *Spiniferites* spp., and relatively small representations of *Canningia reticulata*, *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* spp. As it occurred in the Puente de Ibañeta section, the abundance curves of *Spiniferites* spp. and *Palaeohystrichophora infusorioides* showed an opposite pattern. The middle interval corresponding to the middle part of the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone and the *S. (I.) malladae* Zone showed a strong marine influence marked by the dominance of *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites* spp. and *Canningia reticulata*. By contrast, the upper interval, corresponding to the *M. nodosoides* Zone, revealed an unusually dominant situation assumed by *Exochosphaeridium phragmites* and *Pervosphaeridium* spp. Nevertheless, the last sample of the section (sample FT28) seems to be characterized by a return to earlier conditions with higher percentages of *Trichodinium castanea*, *Spiniferites* spp., ceratiacean and areoligeracean species.

Regarding the diversity measures, the lower part of the section (Table 9.4; $H=1.6$) revealed lower diversity indexes than those defined for the middle and upper parts (Table 9.3; $H=1.9$). In addition, *Coronifera oceanica* and *Florentinia* spp. correlated positively with the group formed by the genera *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* (Table 9.3). The latter were positively correlated with *Canningia reticulata* but strongly negatively with both *Spiniferites* spp. and *Palaeohystrichophora infusorioides*. An interesting result concerns the species *Chlamydophorella ambigua*, which proved to be positively correlated to *Palaeohystrichophora infusorioides* and strongly negatively to *Kallosphaeridium? ringnesiorum*.

The PCA carried out on the Fuentetoba dinocyst assemblages (Fig. 9.4) gave concordant results with respect of the Spearman's similarity measures. The scatter diagram displaying the first two factors (80.4% of the total variance) produced two main swarms of taxa distributed along the first order axis. *Canningia reticulata*, *Xenascus ceratioides*, *Coronifera oceanica*, *Florentinia* spp., the composite group *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*, and to a lesser extent, *Kallosphaeridium? ringnesiorum* exhibited positive loadings. On the contrary, the taxa *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Cyclonephelium* spp., *Odontochitina* spp. and *Spiniferites* spp. showed negative loadings. As observed in the Tamajón section, the representatives of the Ceratiaceae and Areoligeraceae families exposed a splitting, *Odontochitina* and *Cyclonephelium* being nested with *Palaeohystrichophora infusorioides* and opposed to *Xenascus ceratioides* and *Canningia reticulata*. Quite unexpectedly, the

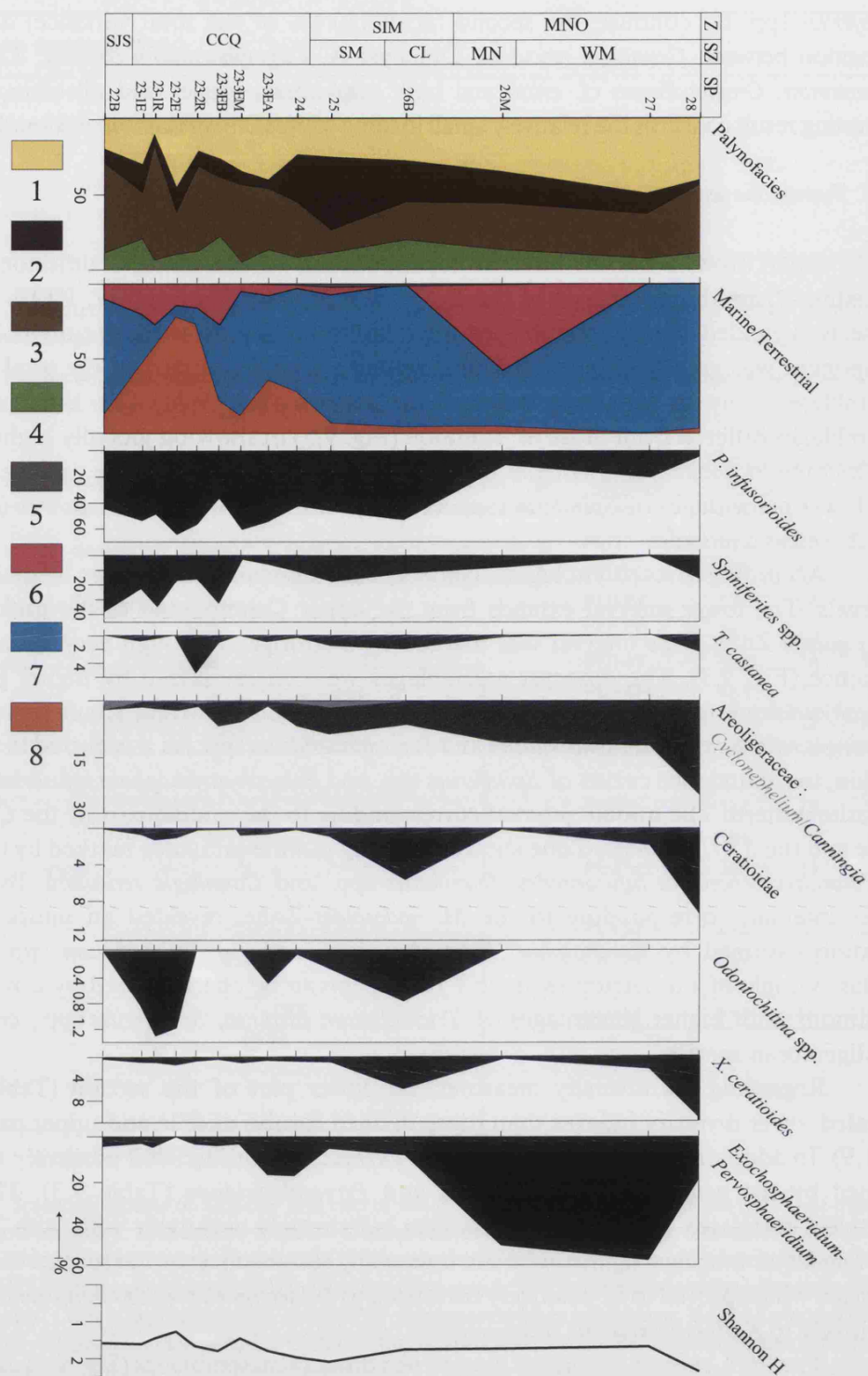


Figure 9.3. Palynofacies and palynomorph percentage diagrams for the Fuentetoba section. Abbreviations: Samples (SP), Ammonite zones (Z) and subzones (SZ) same as Fig. 9.1 and CL - *Ch. (L.) luciae*, WM - *W. munieri*. Codes of color: 1 - translucent phytoclasts, 2 - opaque phytoclasts, 3 - amorphous organic matter, 4 - palynomorphs, 5 - foraminiferal test linings, 6 - acritarchs and prasinophytes, 7 - dinocysts, 8 - terrestrial palynomorphs.

Figura 9.3. Diagrama palinológico y de palinofacies de la sección de Fuentetoba. Abreviaturas: Muestras (SP), Biozonas (Z) y Subbiozonas (SZ) de ammonites son las mismas que en Fig. 9.1 y CL - *Ch. (L.) luciae*, WM - *W. munieri*. Códigos de color: 1 - fitoclastos traslúcidos, 2 - fitoclastos opacos, 3 - materia orgánica amorfa, 4 - palinomorfs, 5 - paredes orgánicas de foraminíferos, 6 - acritarcos y prasinofitos, 7 - dinoquistes, 8 - palinomorfs terrestres.

18 species involved; threshold %>0.2

	r_s
<i>Kallosphaeridium? ringnesiorum</i> - <i>Chlamydomphorella ambigua</i>	-0,66
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>	-0,65
<i>Spiniferites</i> spp. - <i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i>	-0,60
<i>Cassiculosphaeridia reticulata</i> - <i>Cyclonephelium</i> spp.	0,50
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Coronifera oceanica</i>	0,55
<i>Ginginodinium</i> cf. <i>evittii</i> - <i>Palaeohystrichophora palaeoinfusa</i>	0,56
<i>Canningia reticulata</i> - <i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i>	0,57
<i>Palaeohystrichophora infusorioides</i> - <i>Chlamydomphorella ambigua</i>	0,58
<i>Florentinia</i> spp. - <i>Coronifera oceanica</i>	0,63

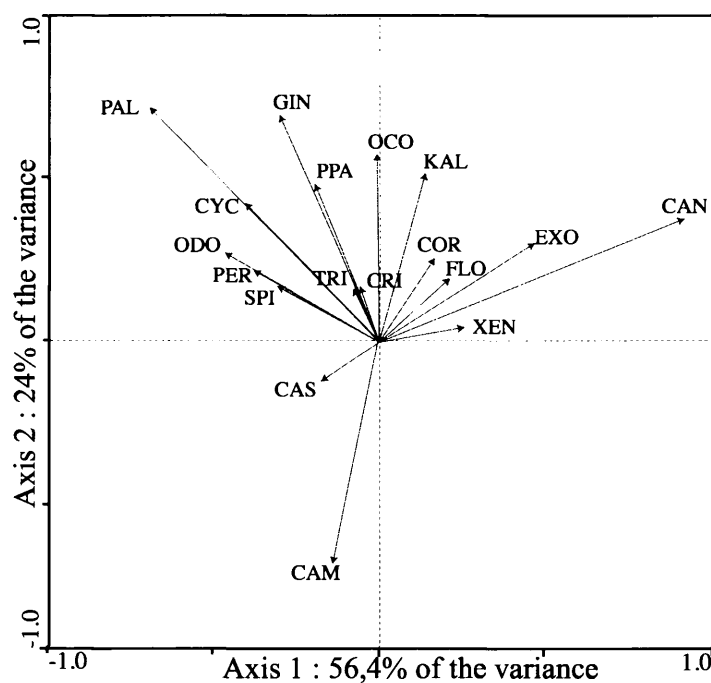
▲ **Table 9.3.** Spearman's rank-order coefficients for some selected taxa from Fuentetoba. Values significantly different from 0 with a significance level $\alpha < 0.05$.

▲ **Tabla 9.3.** Valores del coeficiente de correlación de Spearman para taxones representativos de la sección de Fuentetoba. Los valores son significativos para $\alpha < 0,05$.

Table 9.4. Diversity measures for the dinocyst assemblages from the Fuentetoba section. N - cyst counts, R - species richness, H - Shannon index.

Tabla 9.4. Índices de diversidad obtenidos para las asociaciones de la sección de Fuentetoba. N - número de quistes contabilizados, R - riqueza específica, H - índice de Shannon.

samples	N	R	H
FT28	454	24	2,37
FT27	372	14	1,67
FT26M	397	18	1,73
FT26B	402	21	1,75
FT25	538	38	2,08
FT24	310	25	1,95
FT23-3EA	222	19	1,77
FT23-3EM	328	13	1,44
FT23-3EB	378	21	1,78
FT23-2R	167	18	1,65
FT23-2E	85	11	1,26
FT23-1R	228	17	1,47
FT23-1E	124	16	1,60
FT22B	264	18	1,56



◀ **Figure 9.4.** Scatter diagrams of axis one and two of the Principal Components Analysis (PCA) of dinocyst assemblages from Fuentetoba. The arrows for the 18 most relevant taxa points in the direction in which their abundance value increase. Abbreviations for taxa: CAN - *Canningia reticulata*; CAS - *Cassiculosphaeridia reticulata*;

CAM - *Chlamydomphorella ambigua*; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribrerodinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium* complex; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PPA - *Palaeohystrichophora paleoinfusa*; PER - undetermined peridinioids; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

▲ **Figura 9.4.** Análisis de Componentes Principales (ACP) de las asociaciones de dinoquistes de Fuentetoba. Las flechas señalan la dirección en la que aumenta la abundancia de los 18 taxones más relevantes. Abreviaturas: CAN - *Canningia reticulata*; CAS - *Cassiculosphaeridia reticulata*; CAM - *Chlamydomphorella ambigua*; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribrerodinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium* complex; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PPA - *Palaeohystrichophora paleoinfusa*; PER - peridinioides indeterminados; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

second factor calculated by the PCA, exposed an opposition between *Chlamydomorphella ambigua* and *Cassiculosphaeridia reticulata* against all the other taxa.

9.2.4. Tamajón section

Apart from one palynologically barren sample (TA19), the section yielded relatively well-preserved palynological assemblages, dominated by the terrestrial component (Fig. 9.5). According to PEYROT *et al.* (2011), land-derived palynomorphs included a great proportion of spores and gymnosperm pollen grains attributed to the Araucariaceae.

The marine palynomorphs were dominated by dinocysts, since acanthomorph acritarchs were only locally abundant (Fig. 9.5). A decrease in abundance of *Spiniferites* spp. and increased percentages of *Palaeohystrichophora infusorioides* were obvious in the dinocyst assemblages.

The terrestrial influence, minimal in the middle of the *Ch. (L.) luciae* Subzone (sample TA16T), was accompanied by a better representation of acanthomorph acritarchs, *Palaeohystrichophora infusorioides* and smaller percentages of *Canningia reticulata*. In addition, toward the end of the succession, the composition of the dinocyst assemblage revealed marked increases in the areoligeracean species as well as *Xenascus ceratioides* and a very low percentage of *Palaeohystrichophora infusorioides*.

The diversity measures (Fig. 9.5; Table 9.5) obtained for the lower part of the section (Table 9.5; $H=1.9$) were slightly lower than those calculated for the *S. (I.) malladae* Zone (Table 9.5; $H=2.1$).

Considering the whole section, the Spearman's rank-order similarity measures (Table 9.6) revealed strong positive correlations between *Xenascus ceratioides*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, *Cribroperidinium exilicristatum* and the informal species referred to as Dinocyst A. In a similar way, the species *Apteodinium maculatum* proved to be positively correlated with *Kallosphaeridium? ringnesiorum* and *Cribroperidinium exilicristatum*. To the contrary, *Spiniferites* spp., which together with *Palaeohystrichophora infusorioides*, represented more than 65% of the total dinocyst assemblage, correlated negatively with both *Xenascus ceratioides* and *Kallosphaeridium? ringnesiorum*.

With two main factors accounting for 76% of the total variance, the PCA carried out on the Tamajón assemblages (Fig. 9.6) gave concordant results with the computed similarity measures. The first factor (48.5% of the total variance) showed positive loadings of *Spiniferites* spp., *Trichodinium castanea*, *Odontochitina* spp., *Florentinia* spp., *Palaeohystrichophora infusorioides* and other peridiniacean cysts, among others. On the negative extreme, *Xenascus ceratioides*, *Canningia reticulata*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Kallosphaeridium? ringnesiorum* and Dinocyst A, were plotted together. The opposite spatial repartition of the areoligeracean genera *Canningia* and *Cyclonephelium* as well as the ceratiacean *Xenascus* and *Odontochitina* along the axis of higher variance is noteworthy. The second factor (27.7% of the total variance) showed a clear separation between the group formed by the peridiniacean cysts, *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* and *Florentinia* spp. on the positive side, and *Spiniferites* spp., *Odontochitina* spp., *Trichodinium castanea*, *Impletosphaeridium polytrichum* and *Downiesphaeridium* sp. on the negative side.

9.2.5. Condemios section

- Palynofacies and palynological results

The abundances of the distinct groups of palynomorphs (dinocysts, acritarchs and prasinophytes, foraminiferal test linings and terrestrial sporomorphs) reveal an about equal contribution of the terrestrial and marine components (Fig. 9.7). Foraminiferal test linings

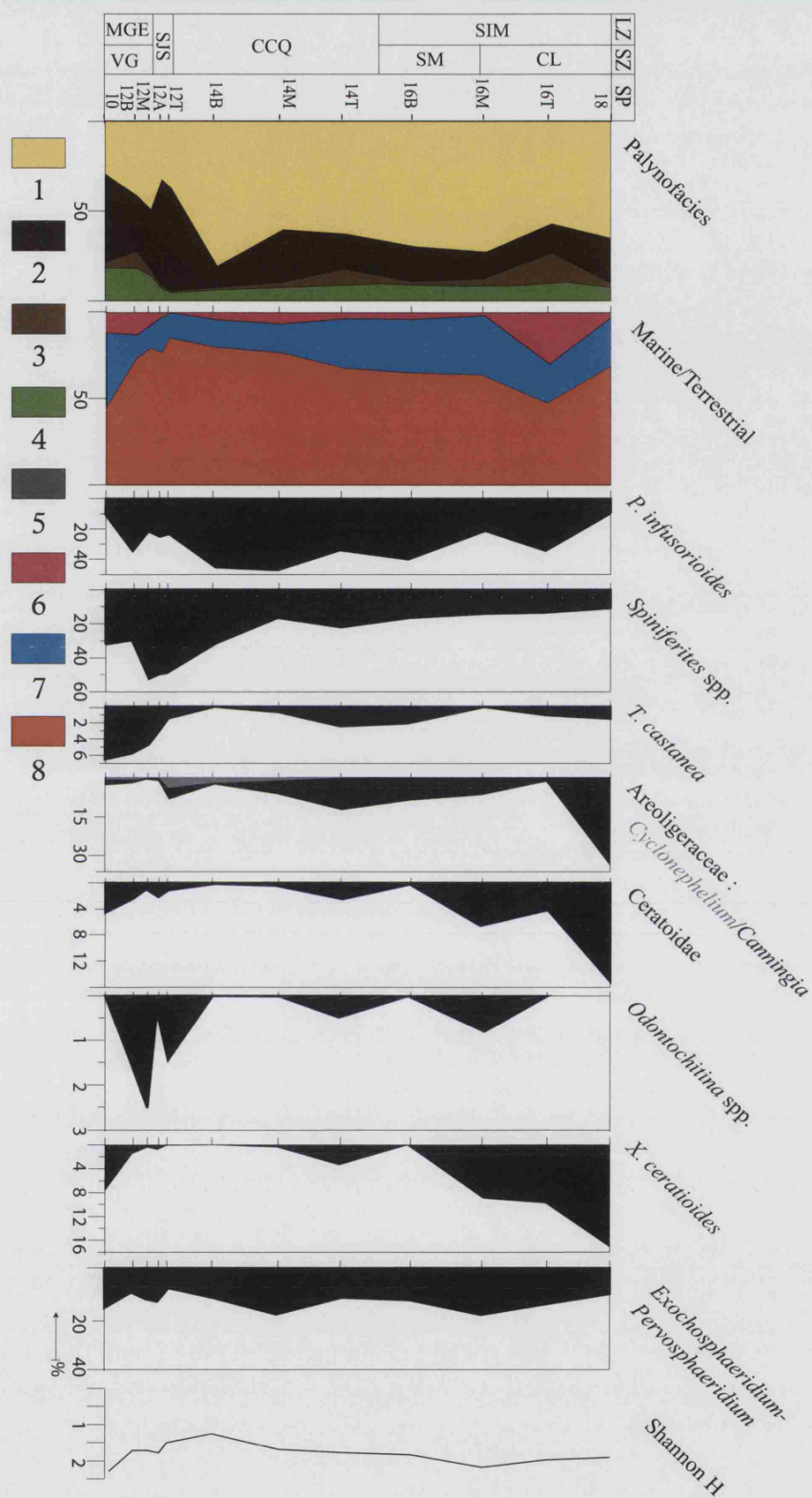


Figure 9.5. Palynofacies and palynomorph percentage diagrams for the Tamajón section. Abbreviations: Samples (SP), Ammonite zones (Z) and subzones (SZ) same as Figs. 9.1 and 9.3 and VG - *V. gamai*. Codes of color: 1 - translucent phytoclasts, 2 - opaque phytoclasts, 3 - amorphous organic matter, 4 - palynomorphs, 5 - foraminiferal test linings, 6 - acritarchs and prasinophytes, 7 - dinocysts, 8 - terrestrial palynomorphs.

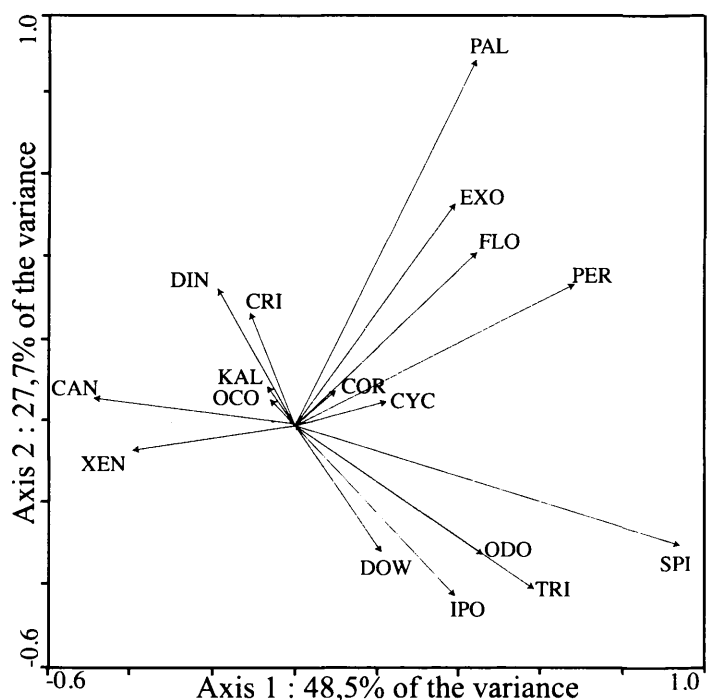
Figura 9.5. Diagrama palinológico y de palinofacies de la sección de Tamajón. Abreviaturas: Muestras (SP), Biozonas (Z) y Subbiozonas de ammonites (SZ) iguales que en Figs. 9.1 y 9.3 y VG - *V. gamai*. Códigos de color: 1 - fitoclastos traslúcidos, 2 - fitoclastos opacos, 3 - materia orgánica amorfa, 4 - palinomorfos, 5 - paredes orgánicas de foraminíferos, 6 - acritarcos y prasinofitos, 7 - dinoquistes, 8 - palinomorfos terrestres.

▼ **Table 9.5.** Diversity measures for the dinocyst assemblages from the Tamajón section. N - cyst counts, R - species richness, H - Shannon index.

<i>samples</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>H</i>
TA18	204	19	2,08
TA16T	187	18	2,14
TA16M	245	19	2,34
TA16B	99	15	1,99
TA14T	210	16	1,94
TA14M	293	19	1,88
TA14B	89	10	1,45
TA12T	68	12	1,68
TA12A	136	16	1,97
TA12M	283	23	1,88
TA12B	236	18	1,88
TA10	259	22	2,47

◀ **Tabla 9.5.** Índices de diversidad obtenidos para las asociaciones de la sección de Tamajón. N - número de quistes contabilizados, R - riqueza específica, H - índice de Shannon.

► **Figure 9.6.** Scatter diagrams of axis one and two of the Principal Components Analysis (PCA) of dinocyst assemblages from Tamajón. The arrows for the 17 most relevant taxa points in the direction in which their abundance value increase. Abbreviations for taxa: CAN - *Canningia reticulata*; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribrerodinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; DIN - Dinocyst A; DOW - *Downiesphaeridium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* spp.; FLO - *Florentinia* spp.; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PER - undetermined peridinioids; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.



► **Figura 9.6.** Análisis de Componentes Principales (ACP) de las asociaciones de dinoquistes de Tamajón. Las flechas señalan la dirección en la que aumenta la abundancia de los 17 taxones más relevantes. Abreviaturas: CAN - *Canningia reticulata*; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribrerodinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; DIN - Dinoquiste A; DOW - *Downiesphaeridium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* spp.; FLO - *Florentinia* spp.; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora infusorioides*; PER - peridinioides indeterminados; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

represented less than 5% of the counted palynomorphs and were unequally distributed along the section. Relatively higher abundances of this palynomorph were recorded in the lower part of the section (CO8A to CO18: from the *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, to the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone). Acritarchs and dinocysts showed a similar distribution pattern along the section with higher abundances in the interval comprising the *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, and the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone.

The diversity pattern of the dinocyst assemblages, illustrated by the Shannon *H* index, shows drastic and short-term fluctuations along the section (Table 9.8). After an early phase of relatively high values corresponding to the *M. geslinianum* Zone, lower part of the *V. gamai* Subzone (Table 9.8; Fig. 9.7: CO8A to CO8D with *H* values >2), the diversity profile shows a consistent upward decrease (CO8E to CO8H). Following this phase of low diversity also paralleled and probably caused by very low recoveries in samples CO8G and CO8H, another maximum is reached in the *M. geslinianum* Zone, upper part of the *V. gamai* Subzone (*H*=2.2 in sample CO8L). From this level up to the middle part of the *S. (J.) subconciatus* Zone, the

18 species involved; threshold %>0.2	r_s
<i>Xenascus ceratioides</i> - <i>Cyclonephelium</i> spp.	-0,89
<i>Xenascus ceratioides</i> - peridinioids	-0,71
<i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum - <i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>	-0,68
<i>Impletosphaeridium polytrichum</i> - <i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>	-0,67
<i>Spiniferites</i> spp. - <i>Cribroperidinium exilicristatum</i>	-0,66
<i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum - peridinioids	-0,65
<i>Apteodinium</i> cf. <i>maculatum</i> - <i>Odontochitina</i> spp.	-0,64
<i>Canningia reticulata</i> - peridinioids	-0,62
<i>Cyclonephelium</i> spp. - dinocyst A	-0,62
<i>Xenascus ceratioides</i> - <i>Spiniferites</i> spp.	-0,62
<i>Spiniferites</i> spp. - dinocyst A	-0,61
<i>Canningia reticulata</i> - <i>Spiniferites</i> spp.	-0,61
<i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum - <i>Cyclonephelium</i> spp.	-0,61
<i>Apteodinium</i> cf. <i>maculatum</i> - <i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i>	0,61
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - dinocyst A	0,62
<i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum - dinocyst A	0,65
<i>Xenascus ceratioides</i> - <i>Cribroperidinium exilicristatum</i>	0,66
<i>Apteodinium maculatum</i> - <i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum	0,66
<i>Apteodinium maculatum</i> - <i>Cribroperidinium exilicristatum</i>	0,66
<i>Cyclonephelium</i> spp. - peridinioids	0,69
<i>Cribroperidinium exilicristatum</i> - dinocyst A	0,70
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Cribroperidinium exilicristatum</i>	0,70
<i>Florentinia</i> spp. - <i>Odontochitina</i> spp.	0,74
<i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum - <i>Cribroperidinium exilicristatum</i>	0,75
<i>Xenascus ceratioides</i> - dinocyst A	0,75
<i>Xenascus ceratioides</i> - <i>Kallosphaeridium?</i> ringnesiorum	0,84

▲ **Table 9.6.** Spearman's rank-order coefficients for some selected taxa from Tamajón. Values significantly different from 0 with a significance level $\alpha < 0.05$.

▲ **Tabla 9.6.** Valores del coeficiente de correlación de Spearman para taxones representativos de la sección de Tamajón. Los valores son significativos para $\alpha < 0,05$.

diversity values decrease gradually to reach a minimum in sample CO13 ($H=1.3$). From the upper part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone to the upper part of the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, diversity measures fluctuate greatly, showing the highest values in samples CO14 ($H=2.2$) and CO17 ($H=1.9$) and the lowest in samples CO16 ($H=1.7$) and CO19B ($H=1.4$). Then, from the *S. (I.) malladae* Subzone to the lower part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone, relatively higher and more stable values occur albeit a gradual transition toward lower values becomes evident higher up in the section. The samples from the upper part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone and the *M. nodosoides* Zone (CO31 and CO33) show the lowest diversity values in the section reflecting nearly monospecific assemblages.

The dinocyst assemblages revealed differential distribution of their most abundant taxa: *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium*, *Spiniferites*, *Canningia reticulata* and *Palaeohystrichophora* (Fig. 9.7). *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* represent more than one fourth of the total dinocyst counts, being particularly abundant in the *M. geslinianum* Zone, upper part of the *V. gamai* Subzone, and the lower part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone (samples CO8P to CO13), and in the upper part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone and the lower part of the *Ch. (Ch.) luciae* Subzone (samples CO17 to CO19B) where the abundance of both taxa grouped together exceeds 40%.

The second most abundant taxon is *Spiniferites*, which is recorded in larger numbers in the *M. geslinianum* Zone, middle part of the *V. gamai* Subzone (samples CO8F to CO8J), the

middle part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone (samples CO14 to CO18) and the lower part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone (samples CO25B to CO29). In addition, the abundance pattern of this taxon shows a gradual decrease from the *M. geslinianum* Zone, middle part of the *V. gamai* Subzone (CO8G), to the middle part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone (CO13) and shows an opposite trend to that of *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium*. The relative abundances of these two groups are also inversely correlated higher up in the section and opposite trends are apparent in the intervals covering the upper part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone and the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, and the *S. (I.) malladae* Subzone and the lower part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone.

The distribution pattern of *Canningia reticulata* is more irregular since the relative abundance of this species varies greatly along the section, being more abundant in the lower part of the section. Although less marked as in the case of *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium*, *Canningia reticulata* also shows an opposite distribution pattern to *Spiniferites* spp.

Palaeohystrichophora shows a distribution similar to the distribution of *Spiniferites* from the *M. geslinianum* Zone, lower part of the *V. gamai* Subzone, to the middle part of the *Ch. (Ch.) luciae* Subzone. This taxon accounts for more than one third of the dinocyst assemblage recovered from the samples CO8A, CO8F and CO8H (*M. geslinianum* Zone), CO25M and CO25T (*Ch. (Ch.) luciae* Subzone). From the upper part of the *Ch. (Ch.) luciae* Subzone, *Palaeohystrichophora* becomes extremely abundant. The assemblages characterizing the samples CO31 and CO33 are completely dominated by these peridinioid cysts.

The Spearman's similarity measures (Table 9.7) revealed strong negative correlations between *Spiniferites* spp., *Palaeohystrichophora infusorioides* and the group formed by *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* as well as between *Canningia reticulata* and *Palaeohystrichophora infusorioides*.

- Geochemical results

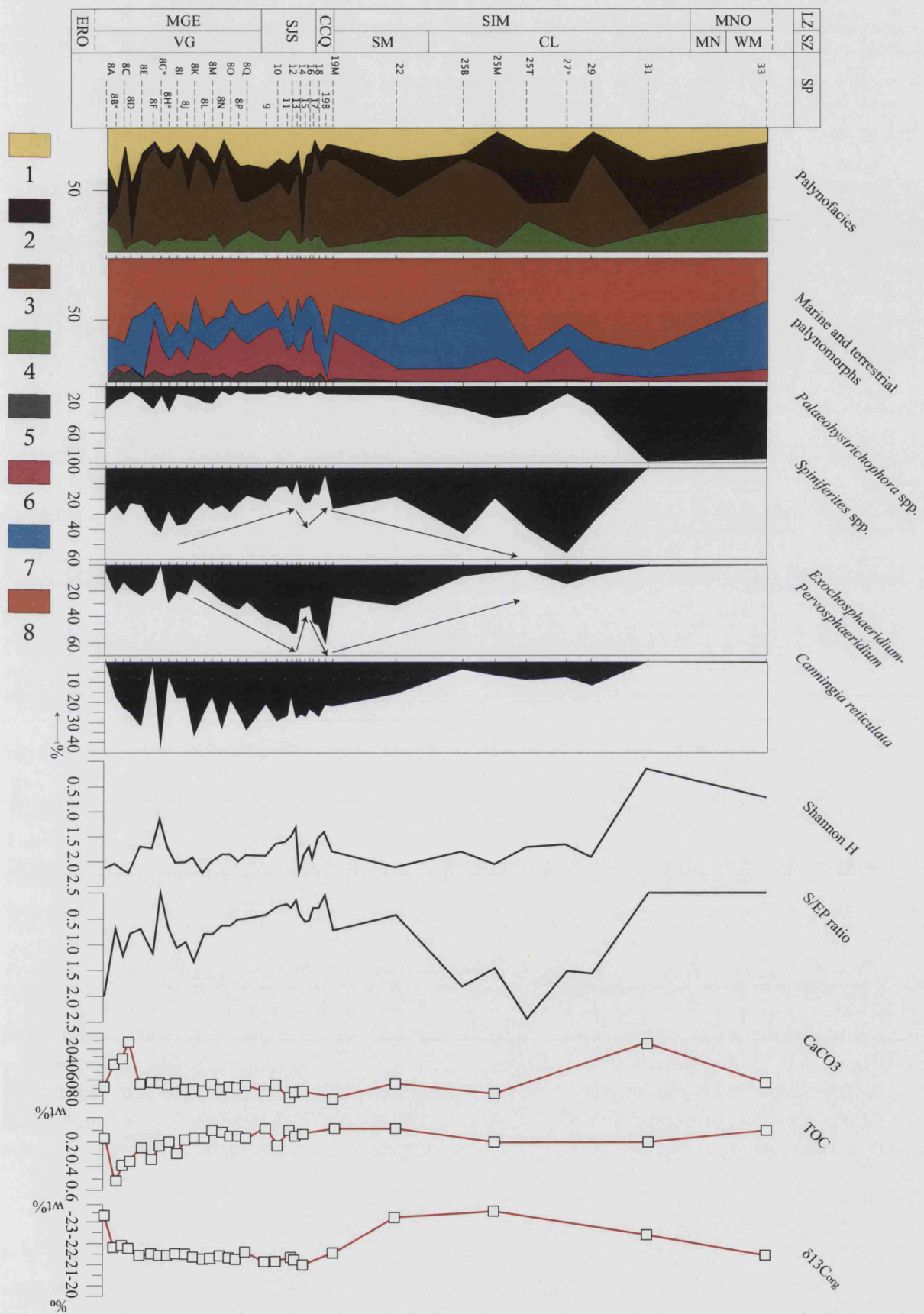
Carbonate contents in the sampled section range from 12 to 82% CaCO₃ (Fig. 9.7). At the base of the section, the *M. geslinianum* Zone, lower part of the *V. gamai* Subzone (base of the Picofrentes Fm), carbonate contents are the lowest, with values decreasing from 67% in sample CO8A to 12% in sample CO8D. Higher up section, the calcimetry profile is relatively constant and on a high level with values between 64 and 81%. Another minimum is found in the upper part of the section with a carbonate content as low as 12.5% in sample CO31. The organic content of the sediments is generally very low and TOC values range from 0.07 to 0.54% (mean: 0.19%; SD=0.1). Samples richer in organic carbon with TOC values around or exceeding 0.3% are found again at the base of the Picofrentes Fm.

The stable carbon-isotope record of organic matter starts with the relatively light $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ value of -23‰ in the lowermost sample at the base of the section. $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ rises quickly in the next samples towards heavier values from the *M. geslinianum* Zone, lower part of the *Vascoceras gamai* Subzone, to the base of the *S. (I.) malladae* Subzone. In this interval, stabilization of the $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ values may be related to the isotopic plateau phase described elsewhere (TSIKOS *et al.*, 2004). The samples from the upper part of the section provide a more fluctuating record, but

Figure 9.7. Palynofacies and palynomorph percentage diagrams for the Condemios section. Abbreviations: ▶ Samples (SP), Ammonite zones (Z) and subzones (SZ) same as Figs. 9.1, 9.3 and 9.5 and ERO - *E. rowei*. Codes of color: 1 - translucent phytoclasts, 2 - opaque phytoclasts, 3 - amorphous organic matter, 4 - palynomorphs, 5 - foraminiferal test linings, 6 - acritarchs and prasinophytes, 7 - dinocysts, 8 - terrestrial palynomorphs.

Figura 9.7. Diagrama palinológico y de palinofacies de la sección de Condemios. Abreviaturas: Muestras (SP), Biozonas (Z) y Subbiozonas (SZ) de ammonites iguales que en Figs. 9.2, 9.3 y 9.5 y ERO - *E. rowei*. Códigos de color: ▶ 1 - fitoclastos traslúcidos, 2 - fitoclastos opacos, 3 - materia orgánica amorfa, 4 - palinómorfos, 5 - paredes orgánicas de foraminíferos, 6 - acritarcos y prasinofitos, 7 - dinoquistes, 8 - palinómorfos terrestres.

PALAEOECOLOGY OF THE DINOCYSTS FROM THE CASTILIAN PLATFORM



<i>samples</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>H</i>	<i>samples</i>	<i>N</i>	<i>R</i>	<i>H</i>
CO10M	275	16	1,65	CO33	201	8	0,76
CO9	314	16	1,88	CO31	174	4	0,11
CO8Q	245	17	1,87	CO29	115	13	1,93
CO8P	412	20	2,00	CO27	91	10	1,66
CO8O	355	16	1,86	CO25T	263	19	1,71
CO8N	244	19	1,86	CO25M	295	19	2,06
CO8M	290	17	2,03	CO25B	342	21	1,79
CO8L	311	22	2,24	CO22	276	18	2,12
CO8K	306	25	1,92	CO19M	111	11	1,84
CO8J	315	20	2,02	CO19B	288	15	1,41
CO8I	283	16	2,02	CO18	154	10	1,53
CO8H	47	8	1,67	CO17	336	23	1,95
CO8G	35	5	1,14	CO16	132	11	1,70
CO8F	253	14	1,73	CO15	288	18	1,86
CO8E	300	15	1,69	CO14	301	22	2,22
CO8D	288	21	2,23	CO13	300	13	1,32
CO8C	274	21	2,14	CO12	262	13	1,50
CO8B	17	8	2,04	CO11	286	11	1,59
CO8A	158	19	2,14	...			

▲ **Table 9.8.** Diversity measures for the dinocyst assemblages from the Condemios section. N - cyst counts, R - species richness, H - Shannon index.

▲ **Tabla 9.8.** Índices de diversidad obtenidos para las asociaciones de la sección de Condemios. N - número de quistes contabilizados, R - riqueza específica, H - índice de Shannon.

18 species involved; threshold %>0.2	<i>r_s</i>
<i>Canningia reticulata</i> - <i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>	-0,67
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>	-0,67
<i>Exochosphaeridium/Pervosphaeridium</i> - <i>Spiniferites</i> spp.	-0,52

▲ **Table 9.7.** Spearman's rank-order coefficients for some selected taxa from Condemios. Values significantly different from 0 with a significance level $\alpha < 0.05$.

▲ **Tabla 9.7.** Valores del coeficiente de correlación de Spearman para taxones representativos de la sección de Condemios. Los valores son significativos para $\alpha < 0,05$.

a shift towards lighter values (mean: -22.7% ; $SD=0.9$) may be noted. The total variation over the range of $\delta^{13}C_{org}$ values observed here amounts to about 2.4% and stable carbon isotope measurements from the plateau phase (mean: -21.4% ; $SD=0.2$) differ significantly from the values obtained in other parts of the section (Welch test: $F=12.9$; $p=0.02$). No significant correlation exists between the organic carbon content of the Condemios material and the $\delta^{13}C_{org}$ values ($R^2=0.0029$).

9.2.5.3 Redundancy analysis

The palaeoenvironmental parameters considered in the RDA analysis are the carbonate and the organic content. Both, $CaCO_3$ and TOC show a very limited effect on dinocyst assemblages since they contribute to less than 10% of the variance of the total data set. However, TOC and $CaCO_3$ values significantly ($p \leq 0.05$) relate to the dinocyst distribution on the 95% confidence

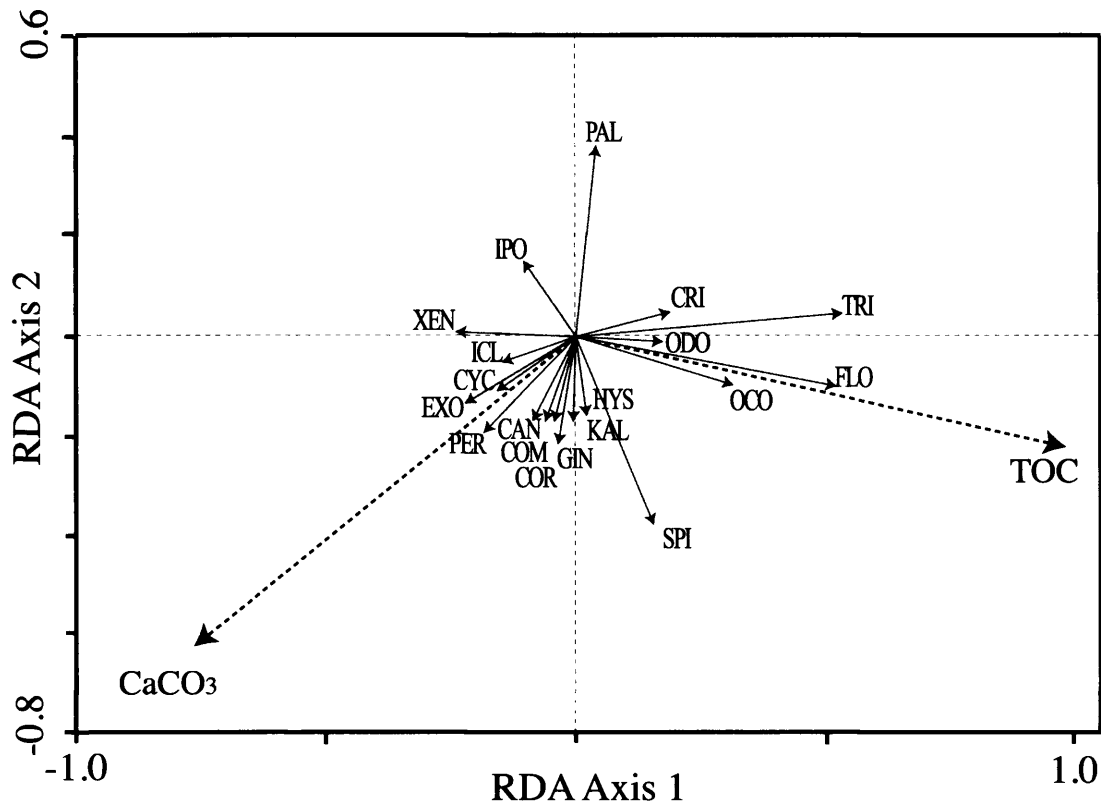


Figure 9.8. Results of the Redundancy Analysis (RDA) of species relative abundance and palaeoenvironmental parameters TOC and CaCO_3 from Condemios. Taxa abbreviations: CAN - *Canningia reticulata*; COM - *Cometodinium?* sp.; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribroperidinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; HYS - *Hystriodinium pulchrum*; ICL - *Impletosphaeridium clavulum*; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora* spp.; PER - undetermined peridinioids; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

Figura 9.8. Resultados del Análisis de Redundancia (ARD) de las abundancia relativa y de los parámetros paleoambientales TOC y CaCO_3 de Condemios. Abreviaturas de los taxones: CAN - *Canningia reticulata*; COM - *Cometodinium?* sp.; COR - *Coronifera* spp.; CRI - *Cribroperidinium exilicristatum*; CYC - *Cyclonephelium* spp.; EXO - *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*; FLO - *Florentinia* spp.; GIN - *Ginginodinium* cf. *evittii*; HYS - *Hystriodinium pulchrum*; ICL - *Impletosphaeridium clavulum*; IPO - *Impletosphaeridium polytrichum*; KAL - *Kallosphaeridium? ringnesiorum*; OCO - *Oligosphaeridium complex*; ODO - *Odontochitina* spp.; PAL - *Palaeohystrichophora* spp.; PER - peridinioides indeterminados; SPI - *Spiniferites* spp.; TRI - *Trichodinium castanea*; XEN - *Xenascus ceratioides*.

limit. The first RDA axis explains 62.5% of the variance of the fitted species and reflects the environmental gradient between the carbonate and organic content of the sediments (Fig. 9.8).

According to the palaeoenvironmental parameter considered, the distribution of the arrows representing the direction in which the dinocyst species abundance value increases, allows the identification of the following groups:

- Group A comprises dinocyst taxa showing higher relative abundances when the organic content is preferentially elevated and the carbonate content low: *Florentinia*, *Trichodinium castanea*, *Oligosphaeridium complex*, *Odontochitina*, *Cribroperidinium exilicristatum* and *Spiniferites*.

- Group B includes taxa that are negatively correlated with TOC values and positively correlated with CaCO_3 : *Xenascus ceratioides*, *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*, *Impletosphaeridium polytrichum*, *Impletosphaeridium clavulum*, *Cyclonephelium* and undetermined peridinioids.

By contrast to the other peridinioids, *Palaeohystrichophora* is negatively correlated with elevated carbonate content and shows no relation to the total organic content.

9.3. AUTOECOLOGY

The biostratigraphic history of dinocysts appears to be partly driven by hydrodynamic properties and structure of the water column, which yields the motile phase of their life-cycle (Chapter 8 “Consideraciones tafonómicas”). While cyst distribution in bottom sediments gives only a selective representation of the parental dinoflagellate biocoenoses of the overlying waters (Chapter 5 “Dinoflagelados actuales y fósiles”), the species occurrences and assemblages recorded at the sampling sites are assumed, herein, to reflect the structure of the planktonic dinoflagellate communities that produced them.

Considering the palynological data from four sections, the inner neritic preferences of several taxa appear to be well marked.

The higher abundances of *Xenascus ceratioides* have been recorded in the proximal site of Tamajón and the lower in the distal site of Puentevedy. This distribution suggests that *Xenascus ceratioides* show inner neritic preferences. The relationship between Cretaceous ceratioids with low or varying salinity environments (LISTER & BATTEN, 1988; HARKER *et al.*, 1990; WILPSHAAR & LEEREVELD, 1994; HARRIS & TOCHER, 2003) and near-shore deposits or restricted shallow marine environments (TOCHER & JARVIS, 1987; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; SKUPIEN & MOHAMED, 2008) has previously been suggested and would support the interpretation proposed here.

In the scatter diagrams (Figs. 9.2, 9.4, 9.6, 9.8) corresponding to the successive PCA and RDA carried out on the dinocyst successions, *Odontochitina* spp. and *Xenascus ceratioides* revealed an opposite distribution suggesting diverging palaeoenvironmental affinities for both ceratiacean genera. Distribution patterns with similar characteristics have been previously described in the case of Lower Cretaceous representatives of this family. The ornamented ceratiacean species *Phoberocysta* have been preferentially recorded in proximal settings while the unornamented and/or poorly ornamented ceratiacean species *Muderongia* have been shown to prefer distal settings (MONTEIL & CORNU, 1988; LONDEIX, 1990; DAVEY, 2001). Furthermore, MARSHALL & BATTEN (1988) had previously reported higher abundance of *Odontochitina* spp. in assemblages recognized to reflect open marine environments from coeval chalks from northern Europe. In agreement with the data described by the mentioned authors (MONTEIL & CORNU, 1987; MARSHALL & BATTEN, 1988; LONDEIX, 1990; DAVEY, 2001), the unornamented *Odontochitina costata* and *Odontochitina operculata* are interpreted to show outer neritic preferences and the ornamented *Xenascus ceratioides* to reflect coastal or restricted environments (Table 9.9).

In the successive ordination scatter diagrams, several taxa are distributed according to a consistent pattern that follow the dichotomy observed for the mentioned ceratiacean genera. Concretely, the species *Cribroperidinium exilicristatum*, *Canningia reticulata* as well as the group formed by *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* and the informal species referred to as Dinocyst A are frequently plotted with *Xenascus ceratioides*. In the context of the Castilian Platform, these taxa may be related to restricted or coastal environments. Inner neritic preferences for *Apteodinium* and *Cribroperidinium* have been suggested by palynological studies performed on Early Cretaceous material from S England (BATTEN, 1982), SE Spain (LEEREVELD, 1995), S France (WILPSHAAR & LEEREVELD, 1994) and NW and central Tertiary material from Italy (ZEVENBOOM *et al.*, 1994). Additionally, HUNT (1987) indicated lagoonal and shallow restricted marine preferences for *Apteodinium* spp. from various French and English Late Jurassic-Early Cretaceous assemblages and LISTER & BATTEN (1988) recorded *Apteodinium maculatum* in Barremian material from Sussex (S England) assumed to reflect marine conditions with reduced salinity.

Canningia reticulata is better represented in the proximal depositional settings of Fuentetoba and Tamajón. In the scatter diagrams (Figs. 9.2, 9.4, 9.6, 9.8) of the PCA and RDA performed on the four successions, this species has always been plotted in close spatial

relationship with *Xenascus ceratioides*. According to these results, *Canningia reticulata* is interpreted to favour coastal or restricted environments. In a similar way, HARRIS & TOCHER (2003) pointed out a great tolerance to changes in salinities and high affinities to terrestrially influenced environments for this species. The cluster analysis carried out by PEARCE *et al.* (2003) on Cenomanian–Coniacian assemblages from Banterwick Barn related this species to the ‘pro-clastic’ group (PEARCE *et al.*, 2003; Fig. 6, cluster 1). A similar analysis performed by HUNT (1987) on Portlandian–Berriasian (Late Jurassic–Early Cretaceous) assemblages, related *Canningia* sp. to shallow marine conditions and lagoonal and shallow restricted marine conditions. Hence, the palaeoenvironmental preferences inferred for *Canningia reticulata* on the basis of the data recorded in the Castilian Platform are in accordance with the previous interpretations (Table 9.9).

In the studied area, the group formed by *Exochosphaeridium* and the morphologically similar *Pervosphaeridium* show a distribution strongly biased in favour of the proximal sites. Concretely, the members of the plexus (and, more specifically, its most abundant representative *Exochosphaeridium phragmites*) represent a much more significant part of the dinocyst assemblages at Condemios and Tamajón than at Puente de Ibañeta. The group *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* is positively correlated with the species interpreted to represent inner neritic conditions and strongly negatively correlated with the species with open marine affinities such as *Spiniferites* and *Florentinia*. In their statistical treatment of Campanian dinocyst assemblages from the Western Interior Seaway, HARKER *et al.* (1990) showed that this species clustered with the ceratioid *Odontochitina operculata* but interpreted it to be indicative of marine environments with normal or near-normal salinity. On the contrary, in the study of various Cenomanian–Turonian successions proceeding from the same palaeogeographical system, HARRIS & TOCHER (2003) recorded a preferential distribution of *Exochosphaeridium phragmites* in shallow water settings and interpreted it as an indicator of euryhaline conditions. The palynological data obtained in the Castilian Platform are in accordance with the interpretation of these authors. Consequently, the composite group *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* is interpreted to favour inner neritic conditions in the Castilian Platform during the time interval considered (Table 9.9).

The paleoecological preferences of *Kallosphaeridium? ringnesiorum* and *Oligosphaeridium complex* are more difficult to interpret from the data obtained in the Castilian Platform. The latter has been previously linked with open marine conditions (LISTER & BATTEN, 1988). However, in a study of North American Campanian material, HARKER *et al.* (1990) indicated that *Oligosphaeridium complex* was recorded in samples with strong terrestrial influence and suggested this taxon to be tolerant to reduced salinities. Adopting a consensual point of view, LEEREVELD (1995) indicated neritic environments with broad palaeoecological ranges for this taxon. In the Castilian Platform, the proportion of this taxon does not show significant variations in the different studied sections. However, in the scatter diagrams obtained from the PCA performed on the Puente de Ibañeta, Fuentetoba, and Tamajón material, this species has been found to form a close spatial relationship with *Kallosphaeridium? ringnesiorum*.

Few data have been published on *Kallosphaeridium? ringnesiorum*. In a multivariate analysis performed on assemblages from various Cenomanian–Turonian sections from North America, HARRIS & TOCHER (2003) found *Kallosphaeridium? ringnesiorum* clustered with species interpreted to be related in varying degrees to offshore environments. However, in the Castilian Platform, a much greater number of this taxon has been recorded in the proximal assemblages than at Puente de Ibañeta. Hence, according to their distribution pattern in the study area, *Kallosphaeridium? ringnesiorum* and *Oligosphaeridium complex* are interpreted to show middle–inner neritic preferences (Table 9.9).

Conversely, *Cyclonephelium* spp., *Trichodinium castanea*, *Chlamydephorella ambigua* *Spiniferites* spp. and *Florentinia* spp. were frequently plotted with *Odontochitina* spp. and seemed to

prefer outer environments. These palaeoecological preferences revealed by the successive PCA as well as by the RDA analysis are also significantly supported by the Spearman's rank-order correlations exhibited by these taxa.

The representation of *Spiniferites* spp. is relatively stable in the Puentedey, Condemios and Tamajón successions. At Fuentetoba, this taxon has been recorded in more reduced number. *Spiniferites* spp. proved to be negatively correlated with *Cribroperidinium exilicristatum*, *Xenascus ceratioides*, *Canningia reticulata* and the cysts referred to as Dinocyst A at Tamajón and with *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* at Fuentetoba and Condemios. According to these results, *Spiniferites* spp. appear to be preferentially related to outer neritic conditions. This antagonistic relationship is also reflected by the ordination scatter diagrams obtained from the Puentedey and Tamajón data set, where *Spiniferites* spp. occupied an opposite location with respect to the group of species formerly assigned to inner neritic preferences. This taxon has been the object of numerous palaeoenvironmental interpretations pointing out a wide range of habitats (BRINKHUIS, 1994; JARAMILLO & OBO-UKUENOBE, 1999; GUASTI *et al.*, 2005; PROSS & BRINKHUIS, 2005). In the study of Cretaceous material from various sections from Northern Europe (HULTBERG & MALMGREN, 1986; MARSHALL & BATTEN, 1988), Tunisia (BRINKHUIS & ZACHARIASSE, 1988) and North America (HARKER *et al.*, 1990; HARRIS & TOCHER, 2003), *Spiniferites* has been referred to neritic settings or open marine with good oxygenation and/or variable salinity. Palynological studies performed on Cenomanian-Turonian successions (MARSHALL & BATTEN, 1988; COURTINAT *et al.*, 1991; LI & HABIB, 1996; PEARCE *et al.*, 2009; MAO & LAMOLDA, 1998, 1999) suggest that high proportions of *Spiniferites* spp. reflect open marine environments. In agreement with the mentioned works, *Spiniferites* is interpreted to show outer neritic preferences.

The association of *Florentinia* with more oceanic conditions is consistent with the offshore environments inferred by AL-AMERI *et al.* (2001) for Albian-Cenomanian material from the Nahr Umr and Maaddud formations, Iraq. Previously, TOCHER & JARVIS (1987) considered the presence of *Florentinia* together with the genera *Achomosphaera*, *Spiniferites* and *Microdinium* in Cenomanian-Turonian assemblages from southeastern Devon to reflect the transgressive pulse occurring in the lower Turonian. In a study of North American Campanian material, HARKER *et al.* (1990) also associated *Florentinia* spp. with open marine environments.

In a study of Bathonian to Oxfordian assemblages from S France, SMELROR & LEEREVELD (1989) recorded large number of *Chlamydophorella* and *Dingodinium* in samples associated to outer neritic conditions. The palaeoecological interpretation given by these authors was further supported by the palynological data recovered from the Upper Jurassic-Lower Cretaceous section of Rio Argos, SE Spain, by LEEREVELD (1995). Although morphologically quite distinct from the forms described therein, the specimens here attributed to *Chlamydophorella ambigua* are interpreted to show outer neritic preferences.

The suggested association of *Trichodinium castanea* with open marine environments is supported by its better representation in the distal site of Puentedey. In the successive multivariate analyses performed on the distinct successions, this species has always been plotted in an opposite situation with respect of *Xenascus ceratioides*, and often been found in close spatial relationship with *Florentinia* spp. For this reason, and contrary to the view explained by HARRIS & TOCHER (2003), *Trichodinium castanea* has been herein considered to show outer neritic preferences.

The role of *Cyclonephelium* is more ambiguous since this taxon, mainly represented by *Cyclonephelium distinctum* in the Castilian Platform, has been recorded in larger number at Puentedey than at Fuentetoba, Condemios or Tamajón. According to this distribution pattern, *Cyclonephelium* appear to be related to outer neritic preferences. This interpretation would be supported by the results described by HARRIS & TOCHER (2003) who inferred offshore conditions for *Cyclonephelium distinctum* and *Cyclonephelium membraniphorum*.

However, the results obtained with the multivariate analyses performed on the

Puentedey and Condemios data set appear to be in contradictions with this interpretation, since *Cyclonephelium* has been associated with taxa of inner neritic affinities such as *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* or *Xenascus ceratioides*. Inner neritic/lower salinity palaeoenvironments have been repeatedly interpreted for this genus (BATTEN, 1982; BRINKHUIS & ZACHARIASSE, 1988; WILPSHAAR & LEEREVELD, 1994; LEEREVELD, 1995; SVOBODOVÁ *et al.*, 1998; PROSS & BRINKHUIS, 2005). These contradictory interpretations may be the results of the response of the representatives of this genus to hypoxic/anoxic conditions related to the OAE2 (DODSWORTH, 2000).

Palaeohystrichophora infusorioides represents a larger proportion of the dinocyst assemblages from the distal sites of Puentedey and Fuentetoba than from the proximal sites of Condemios and Tamajón. At Puentedey, this taxon represents up to 50% of the counted dinocysts, while its proportion does not reach 17% at Condemios. The Spearman similarity measures computed on the Fuentetoba and Condemios data set revealed negative correlations between the mentioned peridinioid and the group *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium*. Similarly, negative correlations were found between *Palaeohystrichophora infusorioides* with *Kallosphaeridium? ringnesiorum*, at Tamajón and with *Canningia reticulata*, at Condemios. These results suggest outer neritic preferences for *Palaeohystrichophora infusorioides*. However, the successive opposite locations assumed by this taxon in the ordination scatter diagrams by respect with the taxa with outer neritic affinities and, particularly, with *Spiniferites* spp. may weaken this interpretation.

Palaeohystrichophora infusorioides has been previously related to near-shore environments and neritic water masses (HABIB & MILLER, 1989). This view may also be supported by the positive Pearson correlation coefficients calculated by PEARCE *et al.* (2003) between *Palaeohystrichophora infusorioides* and SiO₂, TiO₂, Al₂O₃, Fe₂O₃T and MgO (PEARCE *et al.*, 2003, Table 3) and the nesting of this species into Cluster 2 assumed to represent 'pro-clastic' affinities with positive $\delta^{13}\text{C}$ correlation by the subsequent multivariate analysis carried out by the mentioned authors (PEARCE *et al.*, 2003, Fig. 6).

In this context, the well-oxygenated settings suggested by COURTINAT *et al.* (1991) and marine environments with reduced salinity repeatedly proposed for Cretaceous peridinioid taxa (DAVEY, 1970; HARLAND, 1973; DAVEY 1979; BATTEN, 1982; LISTER & BATTEN, 1988) may be

outer neritic conditions	← ————— →	inner neritic conditions
<i>Chlamyphorella ambigua</i>		<i>Apteodinium maculatum</i>
<i>Florentinia</i> spp.		<i>Canningia reticulata</i>
<i>Impletosphaeridium polytrichum</i>		<i>Cribroperidinium exilicristatum</i>
<i>Odontochitina</i> spp.		Dinocyst A
<i>Spiniferites</i> spp.		<i>Exochosphaeridium-Pervosphaeridium</i>
<i>Trichodinium castanea</i>		<i>Xenascus ceratioides</i>
		<i>Cyclonephelium</i> spp.
		<i>Kallosphaeridium? ringnesiorum</i>
		<i>Oligosphaeridium complex</i>
		<i>Palaeohystrichophora infusorioides</i>

Table 9.9. Inferred palaeoecological preferences of dinocysts recovered from the Castilian Platform. Taxa highlighted in grey show weak affinities.

Tabla 9.9. Condiciones paleoambientales deducidas para los dinoquistes de la Plataforma Castellana. En gris se indican los taxones con afinidades dudosas.

considered. Supporting this interpretation, the widespread occurrence of siliciclastics along the eastern side of the Castilian Platform (FLOQUET, 1991, 1998, 2004) may indicate an increased runoff from the Hesperian Massif. However, the shallow to very shallow conditions of the southern

part of the extended platform during the Cenomanian–Turonian interval (FLOQUET, 1991) and probable high temperatures (VOIGT *et al.* 2003, 2004) would favour increased evaporation and generate negative fresh-water balance characteristic of modern lagoonal environments (HAY, 1995). More probably, both palaeoenvironmental situations may have occurred alternatively in the restricted palaeogeographical setting of the platform.

At this respect, the strong dominance of *Palaeohystrichophora* in assemblages from the upper part of the Condemios section has not been recorded in other areas on the Castilian Platform.

The dominance of peridinioid forms in Cenomanian–Turonian dinocyst successions has been previously recorded. At Pueblo, DODSWORTH (2000) recorded assemblages dominated by peridinioids (*Palaeohystrichophora infusorioides*, *Isabelidinium* spp., *Subtilisphaera* spp.) in levels stratigraphically equivalent to those of Condemios. FOUCHER (1979a) and FOUCHER in ROBASZYNSKI *et al.* (1980) described diverse dinocyst assemblages from the Cap Blanc-Nez (N France) with high abundances of *Palaeohystrichophora infusorioides*. Large numbers of this species were found in assemblages from the *Rotalipora cushmani* Zone of the Hooken Cliff sections (SW England; JARVIS *et al.*, 1988a) and the Turonian from Beer Road (SW England; TOCHER & JARVIS, 1987) and Ports (Central W France; TOCHER & JARVIS, 1994a). At Eastbourne, SE England, PEARCE *et al.* (2009) described dinocyst assemblages from the Grey Chalk (equivalent to *Eucalycoceras rowei* and *Neolobites vibrayeanus* zones) and the lower part of the Plenus Marl Member (*M. geslinianum* Zone) (SE England) with high percentages of *Palaeohystrichophora infusorioides*. In material from the ‘pre-plenus’ beds interval (*M. geslinianum* Zone), PRAUSS (2006) documented assemblages from northern Germany dominated by 90% of peridinioid cysts with a high proportion of *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Subtilisphaera* and a dinocyst described as *?Gingiodinium* sp.

At Condemios, the assemblages dominated by peridinioids were recorded in the upper part of *S. (I.) malladae* and *M. nodosoides* subzones. These peridinioid-dominated assemblages may reflect high fluctuations in salinity and/or nutrient levels induced by the establishment of near-shore conditions. Dinocyst assemblages of modern and ancient near-shore and estuarine (brackish) deposits usually consist only of a few species, and are generally overwhelmingly dominated by a single species (McMINN, 1991; HABIB & MILLER, 1989; LI & HABIB, 1996). In the study of Barremian–Aptian sediments from the Hurlands Farm borehole, S England, LISTER & BATTEN (1988) recorded increasing abundances of peridinioid and ceratioid cysts in dinocyst assemblages corresponding to near-shore deposits. KÖTHE (1990) identified an eco-group typified by the peridinioids *Wetzelia* and *Deflandrea* related to reduced salinity conditions (lagoonal, estuarine or brackish) in a Palaeogene succession from NW Germany. However, peridinioid cysts are also commonly associated with nutrient-rich waters. Modern peridinioids represent a prominent component of dinocyst assemblages within reduced salinity, cold water/high latitude, nutrient-rich environments and/or upwelling regions (WALL *et al.*, 1977; LEWIS *et al.*, 1990) and include a substantial number of heterotrophic species, mostly related to protoperidiniacean cysts (FENSOME *et al.*, 1993).

Fossil peridinioid cysts recovered from various Cenozoic (BUJAK, 1984; BRINKHUIS, 1994; CROUCH & BRINKHUIS, 2005; GUASTI *et al.*, 2005) and Mesozoic sections (ESHET *et al.*, 1994; BRINKHUIS & ZACHARIASSE, 1988; PEARCE *et al.*, 2009) have been considered to indicate the presence of heterotrophic dinoflagellates and being linked to high productivity areas. At Condemios, the peridinioid-dominated assemblages may be associated with high levels of nutrients induced by enhanced runoff due to the proximity of the emerged land. The elevated proportion of phytoclasts recorded in the palynofacies of the corresponding levels may support this hypothesis. However, the relationships between heterotrophy, peridinioid cysts and productivity remain poorly established and are subject to controversy (DALE & FJELLÅ, 1994;

SLUJS *et al.*, 2005). In addition, the recognition of heterotrophic dinoflagellates in Cenomanian/Turonian material is problematic since there is no evidence in the fossil record in strata older than the latest Cretaceous (FENSOME *et al.*, 1993, 1996b). At Condemios, the negative correlation between peridinioids and organic matter given by the RDA analysis would suggest that the distribution of the peridinioids (including *Palaeohystrichophora*) is not related to the TOC signal. This result may favour a preferential distribution of peridinioids associated with conditions of fluctuating salinities but cannot rule out a possible link with high primary productivity. Further studies involving productivity proxies (KUYPERS *et al.*, 2002; MORT *et al.*, 2007a) may be required to contrast this hypothesis.

9.4. PALYNOLOGICAL RESPONSE TO THE OAE2

A loss in the diversity of dinocyst assemblages has previously been recorded in Cenomanian–Turonian material from various European successions (JARVIS *et al.*, 1988a; FITZPATRICK, 1995, 1996; PRAUSS, 2006). In the study of Upper Cretaceous material from the Banterwick Barn section, PEARCE *et al.* (2003) described impoverished dinocyst assemblages in the uppermost Cenomanian and the lower part of the *Mitilioides labiatus* Zone. A similar situation has been described in the “Chondrites II” bed and “Plenus bed” (middle part of the *M. geslinianum* Zone) from the Wunstorf section (PRAUSS, 2006), the upper part of the Plenus Marl interval of the sections from Kent (FITZPATRICK, 1995, 1996; JARVIS *et al.*, 1988a) as well as the stratigraphically equivalent interval including the upper part of the Beer Head Limestone and lowermost Seaton Chalk formations of the Hooken Cliff section from Devon (JARVIS *et al.*, 1988b). This loss of diversity and the resulting impoverished dinocyst assemblages have previously been related to OAE2 in a model that involved the rise of hypoxic/anoxic conditions into photic-zone surface waters (JARVIS *et al.*, 1988a; HART *et al.*, 1991; HART, 1996).

Diversity pattern may also be affected by differential preservation of palynomorphs (SCHRANK, 2003). DODSWORTH (2000) suggested that a poor recovery of dinocysts in the upper part of the Plenus Marl and lower part of the Middle Chalk (Ballard Cliff Member) may be related to unfavourable conditions of preservation due to the upward coarsening of sediments through the sequence. In addition, PRAUSS (2006) also indicated the presence of barren samples in the interval “Plenus bed” of the Wunstorf section, stratigraphically equivalent to the English Plenus Marl Member (*M. geslinianum* Zone). At Fuentetoba, barren samples have been recorded at the level of the *S. (J.) subconciliatus* Zone due to the inappropriate nature of sediments. Hence, poor recovery of upper Cenomanian material, eventually followed by the total disappearance of palynological assemblages may be related to unfavourable lithologies. However, as pointed out by PEARCE *et al.* (2009), improper sediments responsible for low dinocyst abundance, cannot explain the entire range of changes observed in the composition of the dinocyst assemblages.

A diverging explanation involving transgression-induced migrations of microfloral, as well as micro- and macrofaunal communities to shallow-water refugia during the major sea level rise of the late Cenomanian has been proposed by GALE *et al.* (2000). According to the model presented by these authors and HAY (1995), oligotrophic, stratified oceanic waters spread onto shelves when the barriers represented by the shelf-edge front (SUMMERHAYES *et al.*, 1995) collapsed due to the main transgression of the late Cenomanian. As a result, the absence of specific species from the sedimentary record would be related to the subsequent erosion of shallow-water sediments deposited during the transgression. The application of this model to the specific palaeogeographical context of the Castilian Platform remains conditioned by the very reduced estimated depth of the water column (FLOQUET, 1991). Hence, the prominent differences existing between the facies from the Castilian Platform (GIL *et al.*, 2004) and those of N Europe (England, N France and NW Germany), including the development of pure chalk

implied a drastic disparity in the environmental and depositional settings. In this context, the synchronous dinocyst diversity patterns described in the three Spanish sections (Figs. 9.1, 9.3, 9.5, 9.7) disagreed with an application of the model described by GALE *et al.* (2000) at the Castilian Platform.

These results suggest that anoxic conditions were not extended in all the depositional settings and/or that the relationship between anoxia and dinocysts is more complex than previously thought.

In the study of two Cenomanian–Turonian sections from Germany and the North Sea, MARSHALL & BATTEN (1988) reported low diversity *Cyclonephelium*/*Eurydinium* associations in bituminous marls interpreted to reflect disaerobic to anoxic environments. In bituminous coeval material from Vergons, SE France, COURTINAT *et al.* (1991) documented dinocyst assemblages with *Leberidocysta chlamydata* and *Cyclonephelium* spp. (most frequently *Cyclonephelium distinctum*). At South Ferriby, E England, the 'Black Band' interval showed moderate to relatively high TOC values ranging from 1–1.5% (SCHLANGER *et al.*, 1987) to 3.0% (JEANS *et al.*, 1991) and dinocyst assemblages with high abundances of *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum* (designated as *Cyclonephelium compactum*-*Cyclonephelium membraniphorum* complex; DUANE in HART *et al.*, 1991, 1993). DODSWORTH (1996, 2000) described a coeval succession with similar characteristics from Lulworth, S England. In the high resolution palynological study of the Pueblo section, located in a relatively deep setting of the Western Interior Seaway, DODSWORTH (2000) documented higher abundance of *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum* (designated as *Cyclonephelium compactum*-*Cyclonephelium membraniphorum* complex) in the upper part of the *Scipionoceras gracile* Zone (equivalent to *M. geslinianum* Zone) through mid *Watinoceras coloradense* Zone (equivalent to *Ch. (Ch.) quaasi* Zone) as well as a great number of *Tenua hystrix* in the upper part of the *Neocardioceras juddii* Zone (equivalent to *S. (J.) subconcialiatus* Zone). This author indicated that abundant *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum* may represent a good marker for anoxic conditions and he discussed that the signal given by *Cyclonephelium* and *Tenua* (both areoligeracean genera) was related to sea-level changes.

In the Iberian Peninsula various dinocyst successions revealed marked increase of *Cyclonephelium* spp. during the Late Cenomanian–earliest Turonian. Concretely, in the

palynological study of the section of Ganuza, located in the Basque-Cantabrian Basin, MAO & LAMOLDA (1998, 1999) and LAMOLDA & MAO (1999) described increasing abundances of *Cyclonephelium distinctum* in the levels sampled between the last occurrence of the foraminifer *Rotalipora cushmani* and the first occurrence of the nannofossil *Quadrum gartneri* and related to the OAE2. In the Castilian Platform, a significant increase in both diversity and abundance of *Cyclonephelium* representatives in the late

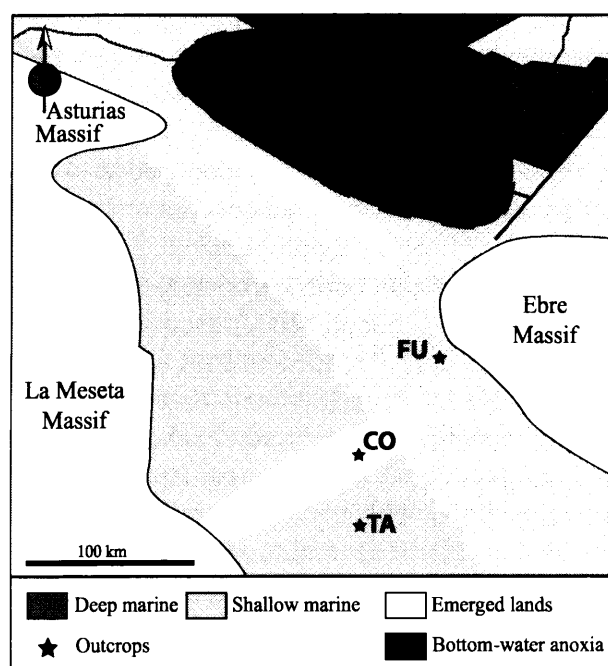


Figure 9.9. Probable extension of bottom-water anoxia in the Castilian Platform and the Basco-Cantabrian Basin.

Figura 9.9. Extensión probable de condiciones anóxicas en la Plataforma Castellana y la Cuenca Vasco-Cantábrica.

Cenomanian of the Tamajón, Fuentetoba and Puente de Ibañeta successions. This trend is more clearly evidenced in the *S. (J.) subconciatus* and *Ch. (Ch.) quaasi* zones of the Puente de Ibañeta section where the increase of the proportion of *Cyclonephelium* spp. (mainly *Cyclonephelium distinctum*) reach about 10% of the dinocyst assemblages and various groups of microfauna including benthic and planktonic foraminifers and ostracods experienced a drastic loss in diversity (BARROSO-BARCENILLA *et al.*, 2011).

Considering *Cyclonephelium distinctum* as indicative of suboxic/anoxic conditions in the Castilian Platform would explain its relation with outer neritic environments described in this study and also described in other Cenomanian–Turonian successions (HARRIS & TOCHER, 2003). Correlatively, the lower abundance of *Cyclonephelium* spp. (including *Cyclonephelium distinctum*) in the other studied dinocyst assemblages may suggest that adverse conditions were not uniformly expanded in the Castilian Platform. This interpretation based on palynological data is supported by a diversified epibenthonic macrofauna including echinoderms, bivalves and gastropods observed in the *M. geslinianum*–*Ch. (Ch.) quaasi* Zones interval of the Fuentetoba, Tamajón and Condemios sections (BARROSO-BARCENILLA, 2006) and low TOC values of sediments proceeding from the latter.

Accordingly, various representatives of the genus *Cyclonephelium* including *Cyclonephelium distinctum*, *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum* may represent tolerant species capable to withstand the unusual palaeoenvironmental conditions (hypoxic/anoxic conditions) related to the OAE2.

In the study of the Aksudere succession, located further North in Ukraine, DODSWORTH (2004) documented Late Cenomanian samples with elevated values of TOC (>3.4%) that are characterized by assemblages with high abundances of prasinophytes (especially *Tasmanites* spp.) and *Cyclonephelium membraniphorum*. This author considered that frequent or common *Cyclonephelium membraniphorum* in dinocyst assemblages is a bioevent that is characteristic for upper Cenomanian–lowermost Turonian deposits. In the same study, DODSWORTH (2004) also showed that samples with the highest TOC values (TOC > 5.9%) yielded assemblages with abundant prasinophytes (including *Tasmanites* spp. and *Pterospermella* spp.) but a relatively lower number of the mentioned areoligeracean cysts. These results point to a differentiated response of palynological assemblages according to the values of TOC and hence the oxygenation water conditions.

At Wunstorf, N Germany, PRAUSS (2006) also documented a Cenomanian palynological assemblage with about 15% of prasinophyte phycomata (especially *Pterospermella* spp. and *Tasmanites* spp.) in the 'Chondrites II' bed (lower part of the *M. geslinianum* Zone). In addition, the dinocyst assemblage of this level was made up of 92% of peridinioids. This author related this unusual assemblage to the combined effect of the rise of reductive conditions into the photic zone and the influence of cooler waters possibly reduced in salinity that are associated with the 'Plenus Cold Event' (VOIGT *et al.*, 2006, 2008).

In accordance with the hypothesis of PRAUSS (2006), the very limited and sporadic representation of prasinophytes described in the Castilian Platform supports the absence of suboxic/disoxic conditions in the euphotic zone of the water column.

According to the palynological, palaeontological and geochemical data available to date, suboxic/disoxic conditions related to OAE2 were limited to the distal part of the platform and would affect only bottom aphotic waters.

9.5. PALYNOLOGICAL RESPONSE TO SEA-LEVEL CHANGES

The Condemios succession represents the thickest section described in this study and is characterized by a more intense palynological sampling. For these reasons, this section has been

considered as the reference to study the sea-level changes in the Castilian Platform. A further comparison with the other successions from the Castilian Platform and from Western Europe and North America is achieved.

Palynofacies analyses and palynological assemblages present a very valuable tool to infer palaeoenvironmental settings (TYSON, 1995) and numerous studies performed on Late Cretaceous carbonate-dominated systems have illustrated their utility in the reconstruction of stratigraphic sequences (HABIB & MILLER, 1989; LI & HABIB, 1996; GÖTZ *et al.*, 2008). BATTEN (1982) indicated that foraminifer test linings were comparatively more numerous in marine palynofacies dominated by AOM. HEIMHOFFER *et al.* (2007) inferred a shift towards more marine conditions in a Portuguese Albian coastal succession on the basis of an increase in the abundance of AOM and foraminifer test linings. GÖTZ *et al.* (2008) described a comparable increase of AOM basin-ward on the Vocontian carbonate platform. High abundances of AOM and foraminifer test linings are interpreted to reflect more open oceanic conditions. By contrast, elevated proportions of terrigenous phytoclasts are generally interpreted to represent a higher terrestrial influence such as enhanced runoff or proximity of the coastline (TYSON, 1995; PROSS *et al.*, 2006; GÖTZ *et al.*, 2008).

In the Castilian Platform, palynofacies analyses carried out on the studied sections showed that AOM was more abundant at Puentevedy and Fuentetoba rather than at Tamajón and Condemios. In a similar way, increasing proportions of phytoclasts in the successions follow a proximal–distal trend.

Diversity patterns of dinocyst assemblages revealed to be very important in the characterisation of small-scale sea-level changes (HABIB *et al.*, 1992; LI & HABIB, 1996). HABIB & MILLER (1989) considered that an elevated dinocyst diversity associated to facies with high proportions of AOM were characteristic of marine transgressions. This conclusion was later confirmed by LI & HABIB (1996) with the study of four Cenomanian-Turonian dinocyst successions from the Western Interior Seaway. These authors documented high diversity assemblages from early transgressive and early highstands deposits and relatively lower diversity assemblages from deposits corresponding to the maximum flooding surfaces. STOVER & HARDENBOL (1994) also showed that dinocyst assemblages show higher diversity during early high-stand deposits.

The above-mentioned differences in diversity of the dinocyst assemblages according to sea-level changes are also reflected by inner (relatively low sea-level) and outer (higher sea-level) neritic settings. In this context, coastal or restricted environments may show dinocyst assemblages with a lower diversity than open marine environments. In the Castilian Platform, the dinocyst diversity pattern at Tamajón shows a relatively low diversity while the Puentevedy section and especially the further eastern Ganuza section (MAO & LAMOLDA, 1998; LAMOLDA & MAO, 1998, 1999), located in a deeper setting revealed richer dinocyst assemblages. A similar situation is also apparent when coeval Cenomanian–Turonian material from the Anglo-Paris Basin is considered. In the study of the French sections of Duneau and Saint-Sylvestre-de-Cormeilles, TOCHER & JARVIS (1995) described low diversity assemblages related to shallow-water conditions of the depositional settings. Conversely, the assemblages from the Cap Blanc-Nez and Eastbourne (PEARCE *et al.*, 2009), located in a basinal setting (ROBASZYNSKI *et al.*, 1998), showed a comparable increase of the dinocyst diversity with respect to the sections of Duneau and Saint-Sylvestre-de-Cormeilles.

LI & HABIB (1996) indicated that the ratio between long, complex-chorate cysts ('*Spiniferites* group') and proximate and proximochorate cysts with short, simple processes ('*Cyclonephelium* group') showed a similar profile in response to sea-level changes. *Spiniferites* has been previously associated to marine open conditions and distal water masses and is considered to be a valuable sea-level marker. On the contrary, *Cyclonephelium* is interpreted to be also

influenced by the oxygenic conditions of the water column and may preferably not be employed in the context of the oceanic anoxic event 2. Since the group formed by *Exochosphaeridium* and *Pervosphaeridium* revealed inversely related abundances with respect to *Spiniferites* and proved to show inner neritic preferences during the Cenomanian–Turonian interval, the ratio between these taxa ('S/EP ratio', Fig. 10) was selected to illustrate cycles of marine transgression and regression.

The palynofacies from the lower part of the Condemios section (samples CO8A to CO13) is characterized by a changing distribution of its main components. More specifically, the palynofacies from the *M. geslinianum* Zone, lower part of the *V. gamai* Subzone (samples CO8A to CO8N), is dominated by a high content of AOM while increased abundances of phytoclasts are recorded in the upper part of the same zone and the lower part of the overlying *S. (J.) subconciliatus* Zone (samples CO8M to CO13). In this interval (samples CO8A to CO13), foraminiferal test linings are recorded in large numbers and dinocyst assemblages are characterized by a first increase of the proportion of *Spiniferites*, that reaches a maximum in samples CO8G and CO8I, followed by a gradual decrease until sample CO13. The presence of a large number of foraminiferal test linings associated with palynofacies with abundant AOM and increasing abundance of *Spiniferites* in the lower part of the Condemios section is interpreted to reflect the effects of an early marine transgression. This trend and its interpretation is corroborated by the diversity profile and the S/EP ratio, which shows parallel patterns with relatively higher values in the *M. geslinianum* Zone, middle part of the *V. gamai* Subzone (sample CO8K for the S/EP ratio and CO8L for the diversity record). Then, the gradual decrease of dinocyst diversity and S/EP ratio combined with a higher concentration of phytoclasts characterizing the interval from the *M. geslinianum* Zone, middle part of the *V. gamai* Subzone, to the lower part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone (up to sample CO13), suggest a much reduced rate of eustatic sea-level rise, a still-stand or a slight sea-level fall.

Hence, the documented characteristics of this interval may be related to a transgressive-regressive cycle ('palynological interval A' in Fig. 9.10). The brief return of S/EP ratio and diversity values to a relatively high level in the middle part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone suggests a new brief cycle of transgression-regression ('palynological interval B'), which ends in the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone (sample CO19B). The transgressive pulse of palynological interval B may also correspond to the maximum flooding zone of the upper Cenomanian-lower Turonian interval on the Castilian Platform. A third cycle ('palynological interval C') occurs in the *S. (I.) malladae* and *M. nodosoides* zones. A trend toward increasing values characterizes the S/EP profile up to the middle part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone (sample CO25T). Similarly, the diversity increases gradually from the lower part of the *S. (I.) malladae* Subzone to reach maximum values in the middle part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone (samples CO25M to CO29). Then, the upper part of the section shows decreasing diversity and the interval spanning from the upper part of *Ch. (L.) luciae* Subzone to the *M. nodosoides* Zone presents almost monospecific assemblages composed of *Palaeohystrichophora infusorioides*. In contrast to the palynological interval A [*M. geslinianum*–*S. (J.) subconciliatus* zones] and palynological interval B [*S. (J.) subconciliatus*–*Ch. (Ch.) quaasi* zones], the palynofacies of palynological interval C is characterized by a higher content in phytoclasts and by rare or absent foraminiferal test linings. This combination of characteristics suggests nearer-shore conditions for the interval spanning from the *S. (I.) malladae* to the *M. nodosoides* zones.

At Puentetdey, three maximums of diversity are attained in the middle part of the *M. geslinianum* Zone (level PU6M), in the transition between the *S. (J.) subconciliatus* and the *Ch. (Ch.) quaasi* (level PU9) zones and in the upper part of the *S. (I.) malladae* Zone (PU14T). These intervals with high diversity are also characterized by higher proportions of *Trichodinium castanea* and *Spiniferites ramosus*, previously interpreted to represent open marine conditions.

The diversity pattern of dinocyst assemblages from Puente de Y support the distinction of the three palynological intervals suggested with the Condemios succession. At Fuentetoba, the palynological succession is much more reduced since only one sample has been produced in the interval corresponding to the upper Cenomanian. A similar situation is also recognized at Tamajón. This lack of record difficult any attempt of fine correlation. However, it is still possible to distinguish higher proportions of *Exochosphaeridium-Pervosphaeridium* and *Canningia reticulata* from the upper part of the *Ch. (L.) luciae* Subzone at Tamajón and in the *M. nodosoides* Zone at Fuentetoba. The abundant presence of these taxa previously interpreted to show restricted or coastal environments may be related to the end of the palynological interval C described at Condemios. Consequently and in spite of the low sampling and/or recovery obtained in other sections, the changes of the sea-levels interpreted on the basis of the dinocyst content of the Condemios succession can be generalized at the level of the Castilian Platform.

It is suggested to distinguished inside the Late Cenomanian–Mid Turonian, a lower

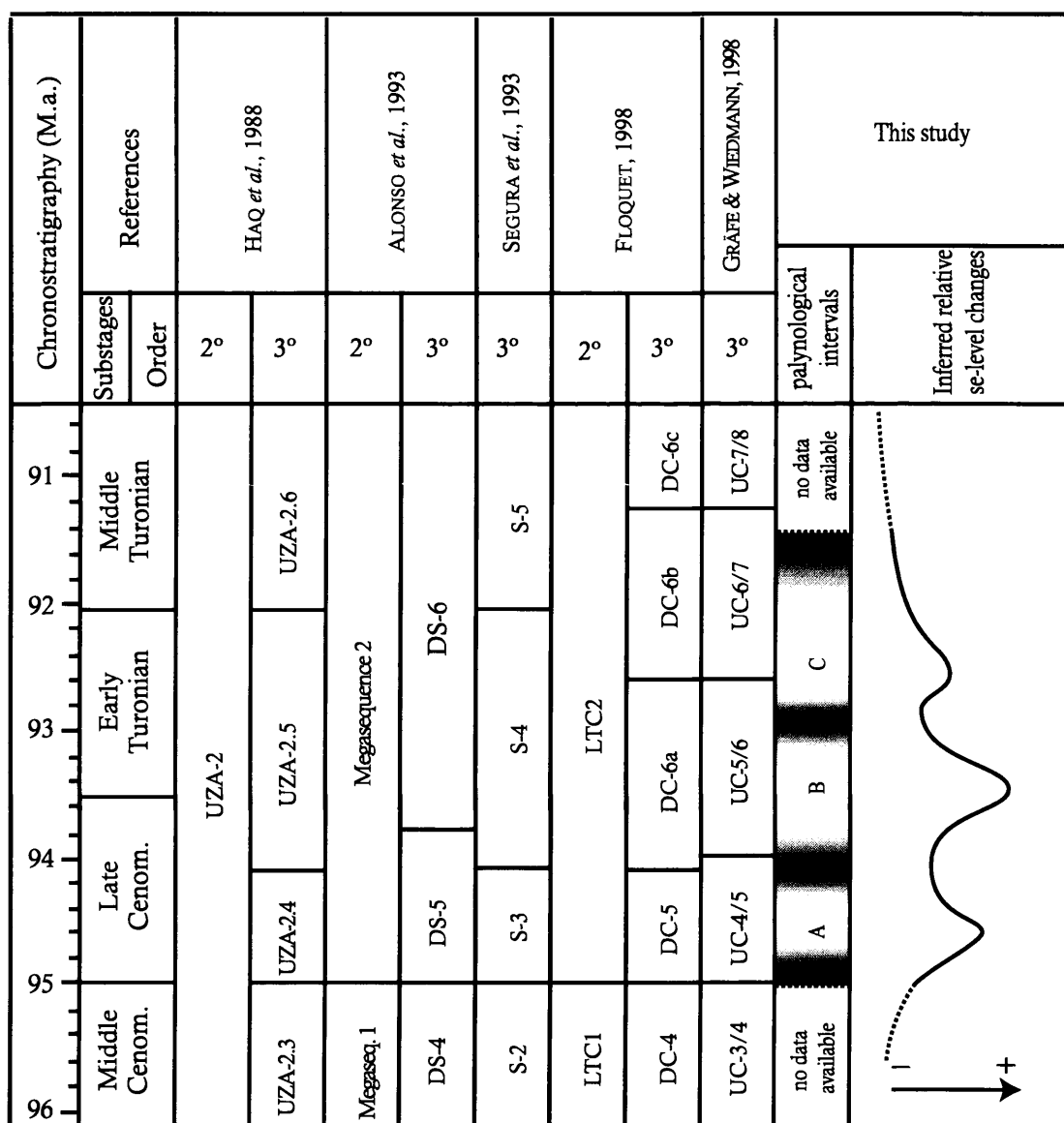


Figure 9.10. Proposed palynological cycles and inferred relative sea-level for the Castilian Platform and relation with the depositional sequences previously identified in N Spain (modified from BARROSO-BARCENILLA, 2006).

Figura 9.10. Propuesta de ciclos palinológicos y cambios relativos del nivel del mar para la Plataforma Castellana y su relación con las secuencias deposicionales identificadas en el N de España (modificado de BARROSO-BARCENILLA, 2006).

interval covering the *M. geslinianum*, *S. (J.) subconciliatus* and *Ch. (Ch.) quaasi* zones characterized by increasing marine conditions (palynological intervals A and B) and an upper interval spanning the *S. (I.) malladae* and *M. nodosoides* zones and characterized by a shallowing upward trend (palynological interval C). This interpretation is also supported by previous studies realized on the Castilian Platform (SEGURA *et al.*, 1993b, 1999; FLOQUET, 1998) and the adjacent Basque-Cantabrian Basin situated further north (GRÄFE & WIEDMANN, 1998). More specifically, the palynological intervals A and B described here are related to the transgressive pulses of the tectono-eustatic cycles DC5 and DC6a described by FLOQUET (1998). The transgressive trend observed in the lower Turonian (palynological interval C) may be related to the sequence UC6/7 established by GRÄFE & WIEDMANN (1998).

The diversity profile observed at Condemios is very similar to the pattern observed in the North American Cenomanian-Turonian successions described by LI & HABIB (1996), especially in the near-shore sections of Blue Point and Wahweap Wash. However, differences in the timing of the palynological cycles established by LI & HABIB (1996) and the cycles suggested at Condemios are noteworthy. In the North American sections, these authors placed the lower boundary of their 'cycle II' at the transition of the *Sciponoceras gracile*–*Neocardioceras juddii* zones (equivalent to *M. geslinianum* and *S. (J.) subconciliatus* zones, respectively). At Condemios, the lower boundary of the second palynological interval (palynological interval B) is placed in the lower or middle part of the *S. (J.) subconciliatus* Zone.

According to the same authors, the upper boundary of 'cycle II' is more difficult to ascertain but tentative locations in the upper part of the *N. juddii* Zone (equivalent to *S. (J.) subconciliatus* Zone) for the near-shore sections and in the lower part of the *Watinoceras* spp. Zone (equivalent to *Ch. (Ch.) quaasi* Zone) for the off-shore sections were inferred on the basis of inflexions observed in their diversity curves (LI & HABIB, 1996: Fig. 12). At Condemios, the palynofacies and palynological data support an upper boundary of palynological interval B in the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone. These (minor) differences are due to different local tectonic and depositional conditions but cannot obscure the common overall similarity between the North American and the Spanish successions and suggest a probable eustatic control of the sea-level changes.

The recognition of the three palynological intervals is more difficult in palynological successions corresponding to distal situations or deeper depositional settings, and LI & HABIB (1996) did not identify them at Pueblo. In a later palynological study of the Pueblo section, involving a more dense sampling, DODSWORTH (2000) recorded higher diversity in the *S. gracile* Zone (equivalent to *M. geslinianum* Zone) and in the *W. coloradense* Zone (equivalent to *Ch. (Ch.) quaasi* Zone) associated with higher abundances of *Spiniferites*. DODSWORTH (2000) further documented the presence of high relative abundance of land-derived palynomorphs along with large proportion of the dinocyst *Tenua* in the upper *N. juddii* Zone (equivalent to *S. (J.) subconciliatus* Zone). This author interpreted the high proportion of *Tenua* combined with *Cyclonephelium compactum-membraniphorum* as being the result of a distinct but relatively small sea-level change. Hence, the palynological results provided by DODSWORTH (2000) are concordant with the profile previously established by LI & HABIB (1996) on the basis of a lower number of samples and may support the interpretation of LI & HABIB concerning sea-level changes.

At Wunstorf, PRAUSS (2006) interpreted sea-level changes on the basis of fluctuations in the ratio of terrigenous sporomorphs to marine palynomorphs (t/m index), the distribution of organic-walled algal taxa (i.e. prasinophytes and acritarchs) as well as of selected dinocyst taxa and groups. This author interpreted the pre-'plenus-bed' interval as a transgressive systems tract starting at the 'facies change' event (*Calycoceras guerangeri*/*M. geslinianum* ammonite Zone boundary) with the maximum flooding surface at the top of the 'Chondrites II' bed (top of *R. cushmani* Biozone equivalent to the middle part of the *M. geslinianum* Zone). Up-section, the

interval from the base of the 'plenus-bed' up to the base of the 'fish-shale' event (also called 'Fischschiefer') was interpreted as highstand systems tract. Further up-section, PRAUSS (2006) indicated a probable initial phase of a transgressive systems tract including the Cenomanian/Turonian boundary, as defined by the first occurrence of *Mytiloides* spp., and the lowermost Turonian. Although the presence of a surface boundary located at the base of the 'fish-shale' event interval (positioned in the *N. judii* Zone and stratigraphically equivalent to the English Black Band of N England and the North Sea) remains debated (PEARCE *et al.*, 2009), the interpretation of PRAUSS appears concordant with the results obtained herein and in the Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996; DODSWORTH, 2000).

The recent palynological characterization of the Eastbourne section, S England, by PEARCE *et al.* (2009) showed significant differences with the Condemios section. With 126 species and subspecies, PEARCE *et al.* (2009) recorded a diversity in the English succession, which is more than twice greater than in Condemios. Considering the pattern of the diversity curve alone, the Eastbourne section shows similarities with the North American successions (LI & HABIB, 1996). At Eastbourne, the cyst diversity is higher in the Grey Chalk and Plenus Marl (*Calycoceras guerangeri*-*Eucalycoceras rowei* to *M. geslinianum* zones). More specifically, the higher diversity levels reached in the lower part of the *Whiteinella archaeocretacea* Zone (middle part of the *M. geslinianum* Zone) at Eastbourne are concordant with the presence of early transgressive deposits indicated by these authors and may be compared with the peak observed at Condemios in sample CO8L. Then, the diversity curve of Eastbourne shows a significant drop at the base of the Ballard Cliff Mb of the Middle Chalk Fm followed by a brief return to higher values centered on the *N. judii* Zone (equivalent to *S. (J.) subconciliatus* Zone) and the lower part of the *Watinoceras devonense* Zone (equivalent to *Ch. (Ch.) quaasi* Zone). Up section, the diversity curve of Eastbourne shows another minimum centered in the *Fagesia catinus* Zone (equivalent to upper part of the *S. (I.) malladae* Zone), followed by another peak of high diversity in the lower part of the *M. nodosoides* Zone.

Hence, the upper boundary of the interval characterized by higher diversity values observed around the Cenomanian-Turonian boundary occurred later at Eastbourne and cannot be strictly compared with cycle B described at Condemios. Another important difference concerns the dinocyst diversity in the *M. nodosoides* Zone, which is almost null at Condemios while it shows relatively higher values at Eastbourne. These differences are not incompatible with common eustatically controlled sea-level changes but probably reflect different palaeoenvironmental local controls. PEARCE *et al.* (2009) established a convincing multiproxy model based on the changes in sea surface temperatures (interpreted on the basis of $\delta^{18}\text{O}$), dinocyst abundances and the assumed heterotrophy of Cretaceous peridinioids. According to these authors, the low dinocyst abundance (paralleled by low dinocyst diversity) occurring at the transition of the *M. geslinianum* and *N. judii* zones would be related to increasing surface water temperatures. PEARCE *et al.* (2009) however attributed the higher dinocyst abundance (paralleled by dinocyst diversity) occurring from the Ballard Cliff Member to the basal Holywell Chalk (equivalent to *S. (J.) subconciliatus* and *Ch. (Ch.) quaasi* zones) to the increase of water depth in spite of increasing values of $\delta^{18}\text{O}$. PEARCE *et al.* (2009) considered that the variation observed in the dinocyst assemblages of Eastbourne were controlled by changes in the relative sea-level or changes in temperature according to the interval considered. The palynological and geochemical analysis carried out at Condemios does not permit to confirm a possible control of dinocyst assemblages by surface water temperatures and further analyses will be necessary, but the similarity of the changes observed in the European and North American dinocyst successions support the action of common forcing mechanisms involving global sea-level change that could be accompanied by changes in temperature.

10. PALAEOBIOGEOGRAPHY

10.1. PALAEOGEOGRAPHY AND CLIMATE DURING THE CENOMANIAN–TURONIAN

Traditionally, tectonic plate reconstructions for the Cretaceous assume the existence of nine continental blocks including Eurasia, North America, Greenland, South America, Africa, India, Madagascar, Australia and Antarctica (BARRON, 1987). The mentioned blocks separated from one another during the Jurassic and Cretaceous and deep marginal seas including the North Atlantic, the Tethyan, the Pacific and the Indian oceans continued their individualization which started in the early Mesozoic. According to the recent plate reconstructions of HAY *et al.* (1999), Eurasia, Greenland and North America formed an individualized palaeogeographical unit throughout most of the Cretaceous. Similarly, South America, Antarctica, Australia, Kerguelen, India, Seychelles, Madagascar and Africa were still united until late in the Late Cretaceous. The reconstruction proposed by these authors (HAY *et al.*, 1999) suggests that communication between ocean water masses were quite limited. Precisely, the North, Central and South Atlantic, and the developing Indian Ocean formed an isolated deep marginal sea off the Tethys and connected to the Pacific at the Caribbean plate level. However, the existence of shallow epeiric seas, extended in Eurasia, North America, Africa and Australia and allowed partial communication between the above-mentioned palaeoceanographic units. In North America, a meridionally disposed epicontinental sea, called the Western Interior Seaway (WIS), connected the Arctic Ocean (AO) and the Canadian Basin (NW Canada) to the Central Atlantic and Pacific Ocean. During the Late Cretaceous marine transgressions (HAQ *et al.*, 1987), the Western Interior Seaway covered an increased surface of North America. HAY *et al.* (1999) indicated the existence of oceanic communication between the above-mentioned epeiric sea with the Labrador Sea (LS), Greenland and Eurasia (Fig. 10.1).

According to these authors, present day Western Europe was constituted of various palaeogeographic fragments, of which the Western Europe Block (WEB), the Iberian Block (IB), the Apulian Promontory (AP) and the Corso-Sardinian (CS), Calabrian (CL) and Sicily (SI) blocks constituted the western and south-western members. This collection of tectonic units was linked to its eastern side to the larger Central-Eurasia Block (CEB), which includes the actual Scandinavian Peninsula and Danish Islands. The Iberian Block was flanked to the south by the Alboran Block (AB) and maintained a tight spatial relationship with the Galicia Bank (GaB) and the Balearic Block (BB) located to the west and east of it, respectively. The Western Europe Block was covered by several epeiric seas including, from N to S, the North Sea Basin, the Anglo-Paris Basin, the German basins, the Aquitanian Basin. On its southern part, the Vocontian and Aquitanian basins, located in the South-West and South-East of France (Fig. 10.1), respectively, constituted narrow and relatively shallow sedimentary basins, active from the late Jurassic and throughout the Cretaceous. The Vocontian Basin was surrounded by an isolated carbonate platform system, called Provence Platform, that opened to the Western Ligurian Tethys ocean (WILPSHAAR *et al.*, 1997). On the other hand, the Aquitanian Basin was flanked by the Central Massif to the east and opened to the deeper North Atlantic Ocean and

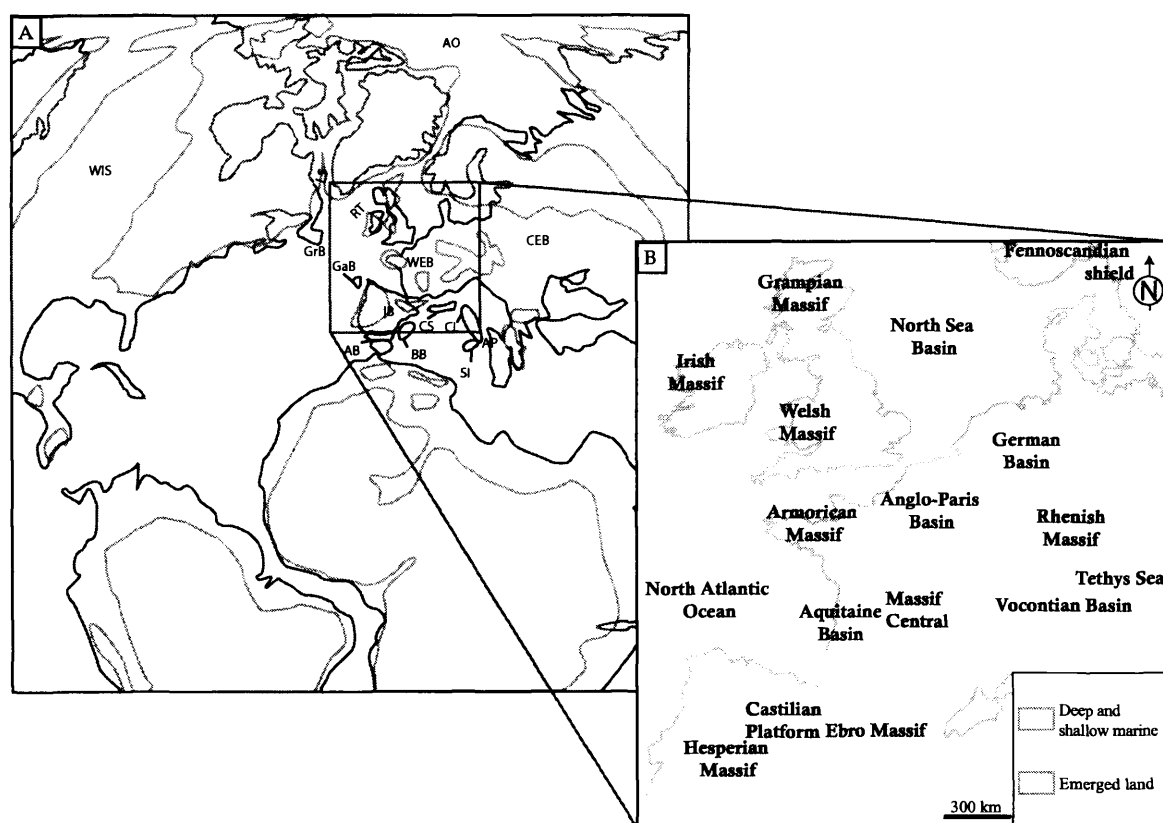


Figure 10.1. Palaeogeography: **AB** - Alboran Block; **AP** - Apulian Promontory; **AO** - Arctic Ocean; **BB** - Balearic Block; **CEB** - Central Eurasia Block; **CS** - Corso-Sardinian Block, **CL** - Calabrian Block; **GaB** - Galicia Bank; **GrB** - Grand Banks; **IB** - Iberian Block; **LS** - Labrador Sea; **RT** - Rockall Trough; **SI** - Sicily Block; **WEB** - Western Europe Block; **WIS** - Western Interior Seaway. Modified from FLOQUET (1991, 2004), SMITH *et al.* (1994) and HAY *et al.* (1999).

Figura 10.1. Paleogeografía: **AB** - Bloque de Alborán; **AP** - Promontorio de Apulia; **AO** - Océano Ártico; **BB** - Bloque de Baleares; **CEB** - Bloque de Eurasia central; **CS** - Bloque Corso-Sardo, **CL** - Bloque de Calabria; **GaB** - Banco de Galicia; **GrB** - Gran Banco; **IB** - Bloque Ibérico; **LS** - Mar del Labrador; **RT** - Apertura de Rockall; **SI** - Bloque de Sicilia; **WEB** - Bloque de Europa Occidental; **WIS** - Western Interior Seaway. Modificado de FLOQUET (1991, 2004), SMITH *et al.* (1994) y HAY *et al.* (1999).

Basque-Cantabrian Basin to the west and southwest, respectively.

The opening of the northern part of North Atlantic started in the middle of the Lower Cretaceous with the separation of the Iberian Block from the Central North America Block. HAY *et al.* (1999) pointed out that the Iberian and Grand Banks (**GrB**) margins (NE Canada) still fitted tightly together at 130 Ma. Prior to this separation, the formation of the Rockall Trough (**RT**), located NNW of the Western European block, was associated to the individualization of North Sea and the creation of basins in Northern Germany. In Western Europe, several emerged lands have been recognized: at the level of the United Kingdom, the Grampian, Irishes and Welsh massifs (COPE, 2006); in actual continental Europe, the Armorican, Rhenish and Central Massifs (VOIGT *et al.*, 2006); and in the N Iberian Peninsula, the Meseta, Asturian and Ebro Massifs (FLOQUET, 1991). During the Late Cretaceous, the precise relations between these emerged lands and the surrounding epeiric seas were variable and depended on both eustatism and local tectonic forcings.

The climate of this period is traditionally thought to have been warm and equable (HUBER *et al.*, 1999). Fossil vertebrate (TARDUNO *et al.*, 1998) and palaeobotanical (HERMAN & SPICER, 1996) evidence, as well as geochemical results based on oxygen isotopic analyses of marine fauna (HUBER *et al.*, 1995; BICE *et al.*, 2003) indicated warm polar temperatures and small equator

to pole gradient. However, these palaeoenvironmental interpretations are being challenged by oxygen isotope data recovered from brachiopods of various European Cenomanian–Turonian sections (VOIGT *et al.*, 2003, 2004) and climate simulations provided by the Parallel Ocean Climate Model (POULSEN *et al.*, 2001), which point out a meridional temperature gradient similar to present-day low-to-mid latitude temperature gradient. Additionally, an intermittent phase of cooler marine paleotemperatures was observed in NW-European mid-latitude shelf seas during the Late Cenomanian (GALE & CHRISTENSEN, 1996; VOIGT *et al.*, 2004) as well as at two palaeotropical locations in the Central Atlantic (Demerara Rise and Cape Verde Basin; FORSTER *et al.*, 2008).

10.2. PROVINCIALISM OF DINOCYSTS DURING THE LATE CRETACEOUS

Biogeography is the study of the distribution of species in space and time. The distribution pattern of living organisms across geographical areas is governed by the interaction of a complex set of abiotic conditions and biotic factors.

Modern dinoflagellates are influenced by physico-chemical conditions such as salinity, light, local nutrient supply and water depth and temperature. Considered as a whole, climatic zonations and oceanic-current pattern are key factors that control the distribution of modern assemblages (WALL *et al.*, 1977; DALE, 1996; Chapter “Biología y ecología de los dinoflagelados”). Palynological studies performed on recent material revealed that dinocyst distribution follows a strong latitudinal pattern related to water temperature (DE VERNAL *et al.*, 1997; MARRET & ZONNEVELD, 2003; MATTHIESSEN *et al.*, 2005). When assemblage distributions are not only affected by local conditions but also reflect palaeoenvironmental changes of a greater spatial scale, they constitute bio-oceanographic provinces (LENTIN & WILLIAMS, 1980). The recognition of such provincialism is based on differential composition of the assemblages manifested by qualitative (presence/absence) and quantitative (abundance of marker species) data.

Palynological studies of fossil dinocyst assemblages focussing on palaeobiogeography are scarce.

NORRIS (1975) carried out a pioneer study on Middle Jurassic–Early Cretaceous assemblages and identified a Boreal Province, a Tethyan Province and an anti-Boreal (Austral) Province. According to this author, *Batioladinium longicornutum*, *Biorbifera johnewingii* and *Subtilisphaera? pirnaensis* were characteristic species of the Tethyan province.

LENTIN & WILLIAMS (1980) and WILLIAMS & DAVIES (1982) described three palynological assemblages for the Campanian: the tropical-subtropical MALLOY Suite, the warm temperate WILLIAMS Suite, and the cool boreal MCINTYRE Suite:

- The MALLOY Suite, characterized by species of *Andalusiella*, *Lejeunecysta*, *Senegalinium* and *Cerodinium*.
- The WILLIAMS Suite, including species of *Alterbidinium*, *Isabelidinium*, *Spinidinium*, *Trithyrodinium* and the small species of *Chatangiella*.
- The MCINTYRE Suite, characterized by species of *Laciniadinium* and the larger taxa of *Chatangiella* among others.

WILLIAMS *et al.* (1990) extended the temporal range of the previous studies (NORRIS, 1975, LENTIN & WILLIAMS, 1980; WILLIAMS & DAVIES, 1982) and carried out a large-scale comparative study involving both Mesozoic and Cenozoic dinocyst assemblages. These authors convincingly characterized the palynological assemblages in various climatic types including arctic, boreal, north-temperate and tropical-subtropical. WILLIAMS *et al.* (1990) noted that it was difficult to delimit provinces in the early Late Cretaceous since this period was either too poorly studied to be useful or was represented by mixed dinocyst assemblages. According to their study, boreal assemblages were represented in the northern part of the Western Interior Seaway.

These authors (WILLIAMS *et al.*, 1990) also pointed out that mixed assemblages including boreal, temperate and tropical-subtropical elements (i.e. species from the MALLOY, WILLIAMS and MCINTYRE suites) were established in eastern North America. Similarly, Western Europe showed dinocyst assemblages that included components of varying affinities, the Anglo-Paris and Lusitanian basins being represented by temperate and tropical-subtropical assemblages, respectively.

ARAI *et al.* (1994, 1998, 2000) published a series of biogeographical studies on Brazilian Cretaceous assemblages and defined a northern Equatorial Atlantic Province with Tethyan influence and a southern Tropical/Subtropical Atlantic Province. During the Cenomanian–Turonian, the Equatorial Atlantic Province was characterized by diverse dinocysts assemblages, including *Cyclonephelium* spp., *Florentinia berran* and *Florentinia khaldunii*.

In order to place the dinocyst assemblages from the Castilian Platform into palaeogeographical context, the successions described in this study were compared with other Cenomanian–Turonian assemblages recorded in Western Europe and North America (located in Fig. 2). Special attention was given to the peridiniacean cysts employed by LENTIN & WILLIAMS (1980) and WILLIAMS *et al.* (1990) to characterize the Cretaceous provincialism.

10.3. THE PROVINCIALISM OF THE STUDIED ASSEMBLAGES

10.3.1. Characterization of the assemblages from the Castilian Platform

The four successions from the Castilian Platform revealed a quite homogeneous composition. With the exception of the specimens referred to as *Apteodinium* cf. *maculatum*, all the taxa registered at Tamajón were also observed in the other studied successions. A gradual increase of the diversity occurred in the northward direction and was interpreted to reflect more open marine conditions. Considered as a whole, the assemblages integrated a majority of cosmopolitan species, such as *Canningia reticulata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata*, *Trichodinium castanea* and *Xenascus ceratioides*.

However, the presence and abundance of other taxa including *Cyclonephelium distinctum*, *Trithyrodinium suspectum*, *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* and *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii* appear to follow a more restricted pattern.

Trithyrodinium suspectum and *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii* have been recorded in several levels from the Puente de Ibañeta, Fuentetoba and Condemios successions and their presence is well established in the studied area from the Late Cenomanian upwards. The record of the mentioned taxa indicates that the Castilian Platform assemblages experienced a weak north temperate-boreal influence during the considered time interval.

The distribution of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* is more limited since this taxon has been only scarcely observed at Puente de Ibañeta (2 specimens). However, its presence has been also evidenced at Ganuza by MAO & LAMOLDA (1998, 1999) and LAMOLDA & MAO (1999). The record of *Florentinia* cf. *berran* in the Castilian Platform may also reflect a weak Tethyan influence.

Cyclonephelium distinctum has been registered in various sections from the North Castilian Platform but appeared in large numbers only in assemblages of Puente de Ibañeta related to OAE2. The response of the North Castilian assemblages to the oxic conditions of the water column is unusual and may be related to the tropical-subtropical location of the study area.

10.3.2. The north temperate-boreal influence

Trithyrodinium suspectum suspectum has been previously recorded in Cenomanian–

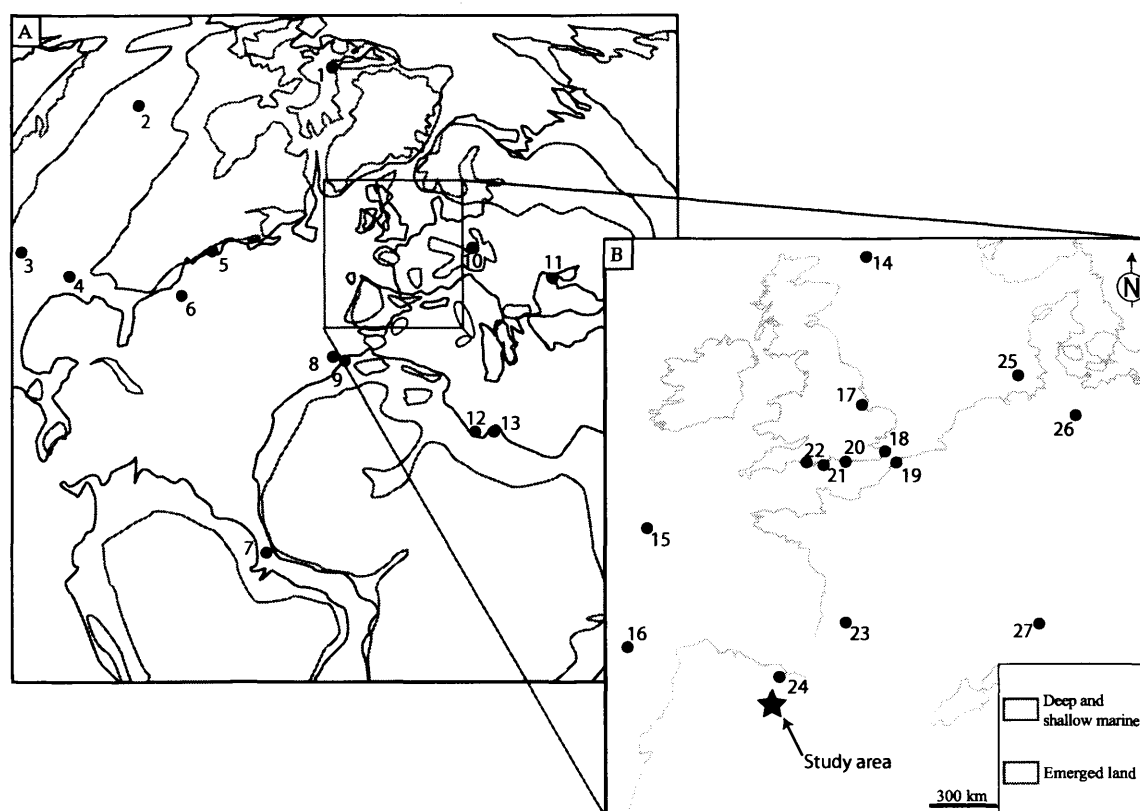


Figure 10.2. Cenomanian–Turonian dinocyst successions: 1 - Ellesmere Island sections (MANUM & COOKSON, 1964; FELIX & BURBRIDGE, 1976); 2 - Western Canada Basin (DAVEY, 1970; NORRIS *et al.*, 1975; SINGH, 1983; SWEET & MCINTYRE, 1988; BLOCH *et al.* 1993); 3 - Western Interior Seaway sections (LI & HABIB, 1996; HARRIS & TOCHER, 2003); 4 - Texas sections (SRIVASTAVA, 1992); 5 - Atlantic Coastal Plain sections (AURISANO, 1989); 6 - Sites 99, 100, 101 and 105 of DSDP LEG 11 and sites 387 and 391 of DSDP LEG 43 (HABIB, 1977); 7 - Northeastern Brazil (ARAI *et al.*, 1994; 2000); 8 - Sites 545 and 547 of the DSDP LEG 79 (BELOW, 1984); 9 - Ida ou Tanane section (BELOW, 1981, 1982); 10 - Western Carpathian sections (SKUPIEN, 1999); 11 - Aksudere section (DODSWORTH, 2004); 12 - Lybia (BATTEN & UWINS, 1985; UWINS & BATTEN, 1988); 13 - Northeastern Egypt (SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2000; IBRAHIM, 2002); 14 - North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992); 15 - Sites 549 and 550 of DSDP LEG 80 (FAUCONNIER, 1985); 16 - Site 641 of ODP LEG 103 (THUROW *et al.*, 1988); 17 - South Ferriby section (DUANE, 1992); 18 - Kent sections (FITZPATRICK, 1995); 19 - Cap Blanc-Nez section (FOUCHER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980); 20 - Eastbourne section (PEARCE *et al.*, 2009); 21 - Isle of Wight sections (CLARKE & VERDIER, 1967); 22 - Lulworth section (DODSWORTH, 2000); 23 - Notre-Dame-de-Riez and La Couronne sections (AZÉMA *et al.*, 1980, 1990); 24 - Ganuza section (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999); 25 - Helgoland section (BATTEN & MARSHALL, 1991); 26 - Wunstorf section (MARSHALL & BATTEN, 1988; PRAUSS, 2006); 27 - Vergons section (COURTINAT *et al.*, 1991).

Figura 10.2. Asociaciones de dinocistas del Cenomaniense–Turonense: 1 - Secciones de la Isla de Ellesmere (MANUM & COOKSON, 1964; FELIX & BURBRIDGE, 1976); 2 - Cuenca del O de Canadá (DAVEY, 1970; NORRIS *et al.*, 1975; SINGH, 1983; SWEET & MCINTYRE, 1988; BLOCH *et al.* 1993); 3 - Secciones del dominio Western Interior Seaway (LI & HABIB, 1996; HARRIS & TOCHER, 2003); 4 - Secciones de Tejas (SRIVASTAVA, 1992); 5 - Secciones del dominio Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989); 6 - Sondeos 99, 100, 101 y 105 del DSDP 11 y sondeos 387 y 391 del DSDP 43 (HABIB, 1977); 7 - NE de Brasil (ARAI *et al.*, 1994; 2000); 8 - Sondeos 545 y 547 del DSDP 79 (BELOW, 1984); 9 - Sección de Ida ou Tanane (BELOW, 1981, 1982); 10 - Secciones de los Montes Cárpatos del O (SKUPIEN, 1999); 11 - Sección de Aksudere (DODSWORTH, 2004); 12 - Secciones de Lybia (BATTEN & UWINS, 1985; UWINS & BATTEN, 1988); 13 - Secciones del NO de Egipto (SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2000; IBRAHIM, 2002); 14 - Cuenca del Mar del Norte (COSTA & DAVEY, 1992); 15 - Sondeos 549 y 550 del DSDP 80 (FAUCONNIER, 1985); 16 - Sitio 641 del ODP 103 (THUROW *et al.*, 1988); 17 - Sección de South Ferriby (DUANE, 1992); 18 - Secciones de Kent (FITZPATRICK, 1995); 19 - Sección de Cap Blanc-Nez (FOUCHER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980); 20 - Sección de Eastbourne (PEARCE *et al.*, 2009); 21 - Secciones de la Isla de Wight (CLARKE & VERDIER, 1967); 22 - Sección de Lulworth (DODSWORTH, 2000); 23 - Secciones de Notre-Dame-de-Riez y de La Couronne (AZÉMA *et al.*, 1980, 1990); 24 - Sección de Ganuza (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999); 25 - Sección de Helgoland (BATTEN & MARSHALL, 1991); 26 - Sección de Wunstorf (MARSHALL & BATTEN, 1988; PRAUSS, 2006); 27 - sección de Vergons (COURTINAT *et al.*, 1991).

Turonian material from Ellesmere Island, Arctic Canada, (MANUM & COOKSON, 1964), the North Sea Basin (COSTA & DAVEY, 1992), the Western Interior Seaway and the Western Canadian Basin (DAVEY, 1970; NORRIS *et al.*, 1975; SRIVASTAVA, 1992; BLOCH *et al.*, 1993; LI & HABIB, 1996), the Atlantic Coastal Plain (AURISANO, 1989) and the western and eastern North Atlantic (HABIB, 1977 and THUROW *et al.*, 1988, respectively) (Fig. 3).

Hence, the record of *Trithyrodinium suspectum suspectum* in the Castilian Platform relates the studied successions with coeval assemblages from Canada (MANUM & COOKSON, 1964; DAVEY, 1970; SINGH, 1983; SWEET & MCINTYRE, 1988; BLOCH *et al.*, 1993), south-western North America (HARRIS & TOCHER, 2003) and northern North Sea (COSTA & DAVEY, 1992). The presence of this species in North America and Spain may be explained by the important communication existing between the North Atlantic and the Castilian Platform during the Cenomanian–Turonian interval (FLOQUET, 1991), the proximity of the Iberian Block from the Central North American Block and by similar physico-chemical conditions of the water masses and especially the temperature water (WILLIAMS *et al.*, 1990).

Gingiodinium evittii shows a distribution more restricted than *Trithyrodinium suspectum suspectum*. Considering the Cenomanian–Turonian interval, this species has only been recorded in North America (SINGH, 1983; BLOCH *et al.*, 1993; HARRIS & TOCHER, 2003; OBOH-IKUENOBE *et al.*, 2007). Similarly, *Gingiodinium ornatum*, other species present in Upper Cretaceous material, has only been recorded in northern latitudes. Recently, PRAUSS (2006) described a Cenomanian–Turonian dinocyst assemblages from Germany and interpreted the presence of a dinocyst described as ?*Gingiodinium* sp. as indicative of colder temperatures.

The presence of *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii* in the studied successions may represent one of the most southern occurrence of the genus in North Hemisphere and could also reflect cold-water masses.

According to LENTIN & WILLIAMS (1980) the genera *Trithyrodinium*, *Isabelidinium* and *Chatangiella* were markers of temperate and boreal assemblages. This hypothesis was later confirmed by the record of assemblages including the above-mentioned taxa (SINGH, 1983; SWEET & MCINTYRE, 1988; COSTA & DAVEY, 1992; BLOCH *et al.*, 1993; HARRIS & TOCHER, 2003). HARRIS & TOCHER (2003) indicated the presence of *Gingiodinium*, *Trithyrodinium*, *Isabelidinium* and *Chatangiella* in the Western Interior Seaway and highlighted the role of cooler and low-salinity waters proceedings from the Arctic Ocean and Western Canadian Basin. The spread of these cold-water taxa from northern to tropical-subtropical latitudes (i.e. Castilian Platform) may be related to probable Late Cenomanian intermittent cooler periods (FORSTER *et al.*, 2008).

However, *Trithyrodinium* has not been observed in Cenomanian–Turonian material from Western Europe. In the successions from the Anglo-Paris, Aquitanian and German basins as well as in the eastern part of North Atlantic (FAUCONNIER, 1985), the presence of various species of *Isabelidinium* have been reported. The presence of *Isabelidinium* in Western Europe and *Trithyrodinium suspectum suspectum* in the Spanish sections suggest the existence of different palaeoenvironmental conditions related to distinct climatic conditions or depositional settings. This difference is also marked when other constituents of the assemblages are considered. The studied successions from the Castilian Platform share only 40-50% of common elements with the assemblages from the Aquitanian Basin (AZÉMA *et al.*, 1981, 1990), Vocontian Basin (COURTINAT *et al.*, 1991) or the Anglo-Paris Basin (CLARKE & VERDIER, 1967; FOUCHER, 1979; ROBASZYNSKI *et al.*, 1980; FITZPATRICK, 1995; PEARCE *et al.*, 2009). The species shared by the Spanish and the above-mentioned assemblages were cosmopolitan during the Cenomanian–Turonian and have a limited importance to infer provincialism. The absence and/or low representation in Spain of *Heterosphaeridium heteracanthum* or Cladopyxiinean species (*Microdinium* spp., *Rhiptocorys* sp.), commonly recorded in the Anglo-Paris, Aquitanian, Vocontian and German basins may also support the existence of different palaeoenvironmental conditions.

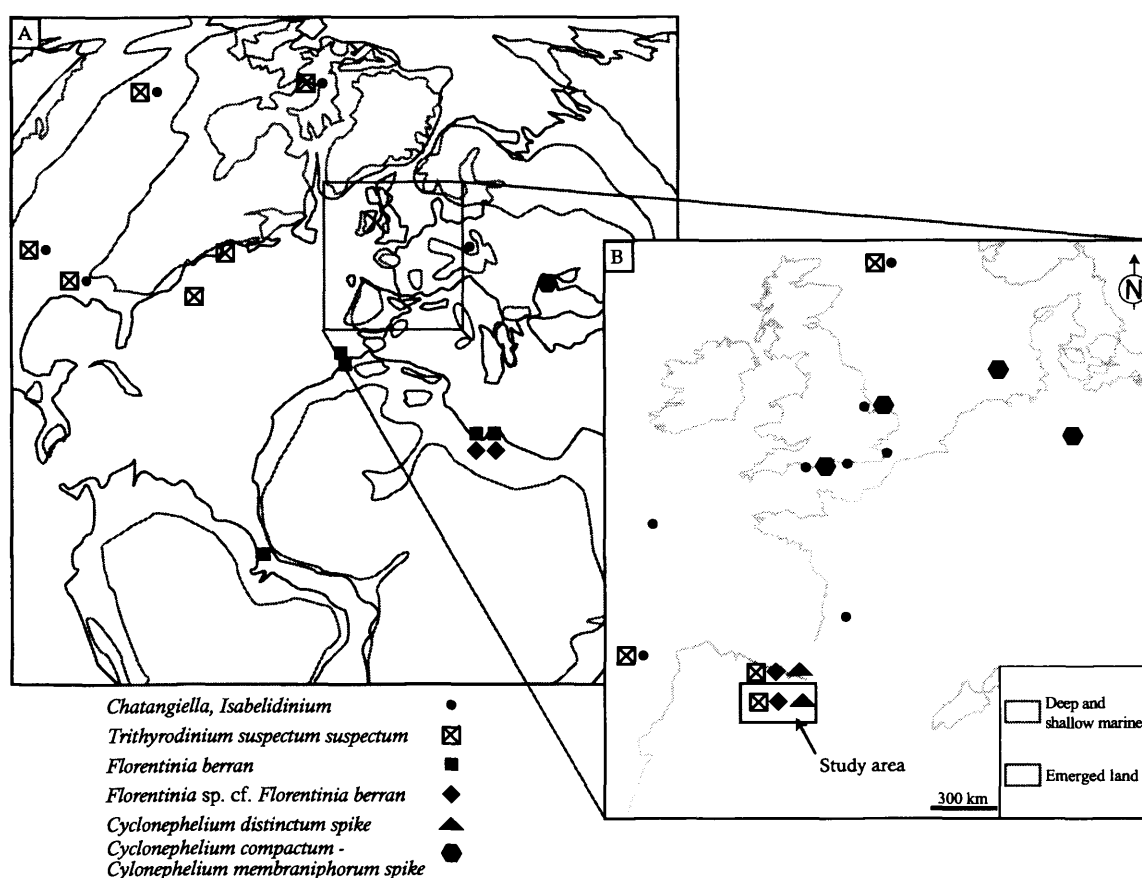


Figure 10.3. Distribution of marker species of palynological provinces.

Figura 10.3. Distribución de especies indicadoras de provincialismo.

According to the palynological data considered, the succession from the Castilian Platform received only a limited influence from northern latitudes. The presence of *Trithyrodinium suspectum suspectum* and *Gingiodinium* sp. cf. *Gingiodinium evittii* relate the studied assemblages to the North American flora.

10.3.3. The Tethyan influence

The Tethyan influence is weak and may be related to the presence and abundance of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* and *Cyclonephelium distinctum*.

a) the presence of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran*:

Florentinia berran has been previously reported from African (BELOW, 1982, 1984, UWINS & BATTEN, 1988; SCHRANK & IBRAHIM, 1995; MAHMOUD & MOAWAD, 2002; IBRAHIM, 2002) and Brazilian material (ARAI *et al.*, 2000). ARAI *et al.* (2000) and IBRAHIM (2002) considered this species to be a good marker of the Tethyan Realm. However, OBOH-IKUENOBE *et al.* (2007) recorded this species in Cenomanian material from Wyoming (northwestern USA) and documented its presence in the Western Interior Seaway.

In this context, the presence of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* in the studied successions as well as in the Ganuza section (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999) cannot be considered as a sufficient marker to indicate strong Tethyan influences.

b) the high abundance of *Cyclonephelium distinctum* in material related to OAE2:

At Puentevedy, *Cyclonephelium distinctum* has been recorded in large numbers in levels

associated with the OAE2 (Fig. 3). Assemblages with similar characteristics have only been reported from Ganuza, N Spain (MAO & LAMOLDA, 1998, 1999; LAMOLDA & MAO, 1999). On the contrary, the successions affected by anoxia/hypoxia from the Anglo-Paris Basin show high proportions of *Eurydinium saxoniense*, *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum*. DUANE (1992) and DODSWORTH (1996) described assemblages including the mentioned taxa in South Ferriby and Lulworth, respectively. Successions with similar characteristics have also been described in N Germany (MARSHALL & BATTEN, 1988) and in S North Sea (BATTEN & MARSHALL, 1991). In the palynological study of the Aksudere section, Ukraine, DODSWORTH (2004) described assemblages with high proportions of *Cyclonephelium membraniphorum* from levels characterized by high TOC values. In N Spain, *Cyclonephelium compactum* and *Cyclonephelium membraniphorum* are rare and *Eurydinium saxoniense* has not been observed. This difference may be related to the distribution of *Cyclonephelium compactum*, *Cyclonephelium membraniphorum* and *Eurydinium* spp. including *Eurydinium saxoniense* mainly limited to temperate, boreal and arctic regions in the Northern Hemisphere.

10.3.4. Provincialism of the assemblages from northern Spain

The successions from the Castilian Platform shared a majority of cosmopolitan species with the North Hemisphere assemblages. This result, together with the relatively low diversity of the studied assemblages, may reflect coastal palaeoenvironmental conditions and/or the reduction of dinocyst provincialism during the Cenomanian (WILLIAMS *et al.*, 1990).

However, the occurrence in the fossil record of species of Peridiniaceae (*Isabelidinium* spp., *Chatangiella* spp., *Laciniadinium* spp., *Trithyrodinium* spp., *Ginginodinium* spp.) with a preferential distribution centred in the boreal–north temperate latitudes from the Late Cenomanian upwards may represent the setting of the dinocyst provincialism. This provincialism, better evidenced in younger material (WILLIAMS *et al.*, 1990), may be related with the Turonian–Maastrichtian cooling trend that characterized the Upper Cretaceous climate (CLARKE & JENKYN, 1999).

In this context, the presence of species attributed to the genera *Ginginodinium* and *Trithyrodinium* in material from the *N. naviculare* and *M. geslinianum* zones, respectively, and upwards in the Castilian Platform denotes a northern influence and may be related to the Late Cenomanian cooling event suggested by various authors (GALE & CHRISTENSEN, 1996; VOIGT *et al.*, 2004; FORSTER *et al.*, 2008). More precisely, the presence of *Trithyrodinium suspectum suspectum* may relate the studied assemblages to the successions described in North America.

The Tethyan influence, quite limited in the Castilian Platform, may be expressed by (i) the absence of the cold-water species *Heterosphaeridium* spp., *Isabelidinium* spp. and *Microdinium?* *crinitum*, *Microdinium distinctum*, *Microdinium reticulatum*, *Microdinium setosum* and *Rhiptocorys veligera* that are frequently observed in the assemblages from Western Europe, (ii) the presence of higher proportions of *Cyclonephelium distinctum* in the assemblages related to anoxic-disoxic conditions (iii) and, more arguably, by the presence of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran*.

The presence of *Trithyrodinium suspectum suspectum*, *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* y high abundances of *Cyclonephelium distinctum* in samples related to anoxic-disoxic conditions at Ganuza and in the studied successions is noteworthy. These common elements shared by the assemblages from the Castilian Platform and the Basque-Cantabrian Basin reflect the geographical proximity as well as the oceanographic communications existing between both palaeogeographic units.

Considered as a whole, these results indicate the presence on the Castilian Platform of assemblages integrated by a majority of cosmopolitan dinocysts; a relative weak influence of the boreal north-temperate latitude marked by *Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii* and *Trithyrodinium suspectum suspectum*; a very reduced Tethyan influence marked by *Florentinia*

sp. cf. *Florentinia berran* and presence of higher proportions of *Cyclonephelium distinctum* in the assemblages related to anoxic-disoxic conditions.

11. CONCLUSIONS

The dinocyst assemblages from four Spanish Late Cenomanian–Middle Turonian successions from the Cantabrian (Puentedey section) and Iberian ranges (Tamajón, Fuentetoba y Condemios sections) has been characterized. The following conclusions can be reached:

SYSTEMATICS

- A total of 25.544 specimens of dinocyst were recorded and identified into 64 species and subspecies distributed in one Division, one Class, two Orders, six Suborders, 16 Families and 27 Genera.

- The following species were identified and described for the first time in Spain: *Apteodinium* sp. cf. *Apteodinium maculatum*, *Chlamydophorella ambigua*, *Cometodinium?* sp., *Coronifera hebospina*, *Cribroperidinium exilicristatum*, Dinoflagellate cyst A, *Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum*, *Florentinia ferox*, *Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii*, aff. *Kallosphaeridium?* *helbyi*, *Kiokansium* sp. cf. *Kiokansium unituberculatum*, aff. *Leberidocysta defloccata*, *Palaeohystrichophora palaeoinfusa*, aff. *Scrinioidinium campanula*, *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus* subsp. *reticulatus*, *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides*.

- One informal taxon called “Dinoflagellate cyst A” were described for the first time.

- A specific rank for *Coronifera hebospina* (formerly *Coronifera oceanica* subsp. *hebospina*) was proposed.

- The new combination *Exochosphaeridium majus* (formerly *Amphorosphaeridium majus*) was proposed.

- From a quantitative point of view, the dominant species were *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus*, *Canningia reticulata*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Trichodinium castanea* and *Xenascus ceratioides*, which altogether made up more than 75% of the total counted dinocysts.

- The species *Cassiculosphaeridia reticulata*, *Chlamydophorella ambigua*, *Coronifera oceanica*, *Cribroperidinium exilicristatum*, *Cyclonephelium distinctum*, *Ginginodinium* cf. *evittii*, *Impletosphaeridium polytrichum*, *Kallosphaeridium?* *ringnesiorum*, *Odontochitina costata*, *Odontochitina operculata*, *Oligosphaeridium complex*, *Palaeohystrichophora paleoinfusa*, *Pervosphaeridium cenomaniense*, *Tanyosphaeridium variecalamum*, were common elements and represented, locally, significant parts of the studied assemblages.

- Together with dinocysts, palynological assemblages included, prasinophytes, foraminiferal linings and miospores.

- Acritarchs (mainly represented by acanthomorph genus *Michrystidium*) were more abundant in the distal site of Puentedey.

- In the Castilian Platform, prasinophytes were scarce and did not constitute a significant part of any studied assemblages.

- Miospores were better represented in the assemblages from the proximal area of the platform than in the distal successions. The Tamajón and Condemios successions yielded relatively diverse terrestrial assemblages with a larger number of spores and gymnosperm pollen grains. Conversely, the palynological assemblages from Fuentetoba and Puente de Ibañeta were characterized by higher percentages of angiosperm pollen grains affiliated to Normapolles.

BIOSTRATIGRAPHY

- The species *Coronifera albertii*, *Cyclonephelium hirtellum*, *Hystriosphæridium recurvatum*, *Impletosphæridium polytrichum* were identified and described for the first time in Spanish Cenomanian–Turonian sections.

- The following species were identified and described for the first time in Spanish Turonian outcrops: *Achomosphaera sagena*, *Cassiculosphaeridia reticulata*, *Cyclonephelium compactum*, *Cyclonephelium vannophorum*, *Florentinia laciniata*, *Microdinium ornatum*, *Odontochitina costata*, *Oligosphaeridium pulcherrimum*, *Pervosphaeridium cenomaniense*, *Prolixosphaeridium conulum*, *Tanyosphaeridium variecalamum*, *Trithyrodinium suspectum suspectum*.

- Within the studied material, *Achomosphaera sagena*, *Chlamydophorella ambigua* and *Oligosphaeridium pulcherrimum* recorded from the upper Cenomanian (*S. (J.) subconciliatus* Zone) material upwards. The species *Dinopterygium alatum*, *Florentinia clavigera*, *Tanyosphaeridium* cf. *xanthiopyxides*, *Prolixosphaeridium conulum* and aff. *Scriniodinium campanula* showed a distribution restricted to the Turonian.

- The first apparition of *Trithyrodinium suspectum suspectum* (93.8 Ma) in the *M. geslinianum* Zone relate the studied assemblages with the Late Cenomanian–?Lower Turonian “*Trithyrodinium suspectum* Zone” for the southeastern North Atlantic and Atlantic Coastal Plain of USA.

TAPHONOMY

- From a biostratigraphical point of view, the assemblages included autochthonous dinocysts from the Castilian Platform and no evidence of long-distance transport could be attested. Dinocysts with strict oceanic affinities were not identified within the studied material.

- The preservation of the dinocysts varied from poor to good due to physical and/or biological degradations.

- Physical degradations including breakage of processes, fragmentation of the cyst according to the tabulation pattern, folding of the wall, plate and/or process losses, abrasions and perforations were commonly to frequently observed. These physical degradations were possibly related to increased periods of residence in the bottom nepheloid layer due to multiple resuspensions and secondary lateral transports.

- Some perforations, observed in the wall of various specimens, may be related to biological activities.

- A consistent pattern of degradation was not identified within and between the four successions and assemblages could not be differentiated on this basis.

- The proportions between acritarchs and dinocysts and between peridinioids and gonyaulacoids appeared to be not related to biostratigraphy nor fossilization processes. On the contrary, the proportions of the different groups of marine palynomorphs appeared to reflect the palaeoenvironmental conditions of the depositional settings.

- The colorimetric pattern of the obtained palynomorphs (marine and terrestrial) was quite homogeneous, varying from translucent yellow to pale orange, and suggested low maturation grade.

- Reworked palynomorphs could not be evidenced in any of the studied samples.

PALAEOECOLOGY

- The dinocyst content was heterogeneous in the four studied sections and varied according to the time and the location considered.

- The distal part of the platform yielded dinocyst assemblages with a higher diversity than the proximal part. Concretely, a gradient of diversity was apparent in the Castilian Platform and allowed the distinction between the distal, diverse, Puente de Ibañeta succession from the proximal, impoverished, Tamajón succession.

- The distribution pattern of *Canningia reticulata*, *Exochosphaeridium* spp., *Pervosphaeridium* spp., *Xenascus ceratioides*, *Apteodinium maculatum*, *Cribroperidinium exilicristatum*, Dinoflagellate cyst A suggested inner neritic preferences.

- The distribution pattern of *Chlamydophorella ambigua*, *Florentinia* spp., *Impletosphaeridium polytrichum*, *Odontochitina* spp., *Spiniferites* spp. and *Trichodinium castanea*, suggested outer neritic preferences.

- *Cyclonephelium* spp., *Kallosphaeridium?* *ringnesiorum*, *Oligosphaeridium complex* and *Palaeohystrichophora infusorioides* showed distributions with a less marked trend and only weak inner neritic preferences were tentatively proposed.

- The four successions were also differentiated on the basis of their palynofacies. The distal sections of Puente de Ibañeta and Fuentetoba yielded palynofacies characterized by a high proportion of amorphous organic matter and opaque phytoclasts. On the contrary, the Condemios and Tamajón sections, located in the proximal area of the platform, showed palynofacies with a better representation of translucent phytoclasts.

- Considered as a whole, the results provided by the palynological and palynofacies analyses were concordant and confirmed that the depositional settings of Puente de Ibañeta and Fuentetoba corresponded to outer neritic conditions and that the depositional settings of Condemios and Tamajón corresponded to inner neritic conditions.

- The dinocyst assemblages recovered from levels with supposed anoxic/suboxic conditions were relatively diverse and characterized by high proportions of *Cyclonephelium* spp. and, more specifically, of *Cyclonephelium distinctum*. Accordingly, *Cyclonephelium distinctum* were interpreted to be tolerant to the adverse palaeoenvironmental conditions related to the OAE2.

- Dinocyst diversity curves of the Puente de Ibañeta and Condemios successions show three peaks interpreted to reflect transgressive pulses and successively centred in the *M. geslinianum* Zone, the transition between the *S. (J.) subconciliatus* Zone and the *Ch. (Ch.) quaasi* Zone and the *Ch. (L.) luciae* Subzone.

- Three palynological intervals, A–C, reflecting regressive-transgressive sequences were interpreted and favourably compared with the tectono-eustatic cycles previously described for the Castilian Platform and the Basque-Cantabrian Basin on the basis of sedimentological and palaeontological evidences.

- The comparison performed with other successions from North America, Germany and England suggested that dinocyst assemblages responded in a similar way to the Cenomanian–Turonian eustatic changes.

PALAEOBIOGEOGRAPHY

- The successions from the Castilian Platform shared a majority of cosmopolitan species with the North Hemisphere assemblages including *Canningia reticulata*, *Palaeohystrichophora infusorioides*, *Spiniferites ramosus ramosus*, *Exochosphaeridium phragmites*, *Odontochitina costata*,

Odontochitina operculata, *Trichodinium castanea* and *Xenascus ceratioides*.

- The presence of *Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii* and *Trithyrodinium suspectum suspectum* may reflect a cold Late Cenomanian climate and the record of the latter relates the studied assemblages to the successions described in North America.

- The Tethyan influence was quite limited in the Castilian Platform and was expressed by the absence of some cold-water species (*Heterosphaeridium* spp., *Isabelidinium* spp.), the reduced diversity of Cladopyxiinean species, the presence of higher proportions of *Cyclonephelium distinctum* in the assemblages related to anoxic-disoxic conditions and, more arguably, the presence of *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran*.

- The presence of *Trithyrodinium suspectum suspectum*, *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* y high abundance of *Cyclonephelium distinctum* in samples related to anoxic-disoxic conditions at Ganuza and in the studied successions is noteworthy and relate the successions from the Castilian Platform with the succession from the Basque-Cantabrian Basin.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR, M.J., RAMÍREZ DEL POZO, J. & RIBA, O. 1971. Algunas precisiones sobre la sedimentación y paleoecología del Cretácico Inferior en la zona de Utrillas-Villarroya de los Pinares (Teruel). *Estudios Geológicos*, **27**: 497–512.
- AL-AMERI, T.K., AL-NAJAR, T.K. & BATTEN, D.J. 2001. Palynostratigraphy and palynofacies indications of depositional environments and source potential for hydrocarbons: the mid Cretaceous Nahr Umr and lower Maaddud formations, Iraq. *Cretaceous Research*, **22**(6): 735–742.
- ALBERTI, G. 1959. Zur Kenntnis der Gattung *Deflandrea* Eisenack (Dinoflag.) in der Kreide und im Alttertiär Nord- und Mitteldeutschlands. *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*, **28**: 93–105.
- ALBERTI, G. 1961. Zur Kenntnis mesozoischer und alttertiärer Dinoflagellaten und Hystriochosphaerideen von Nord- und Mitteldeutschland sowie einigen anderen europäischen Gebieten. *Palaeontographica. Abteilung A*, **116**(1–4): 1–58.
- ALEGRET, L. 2004. Dinoflagelados, acritarcos y quitinozoos. In: MOLINA, E. (Ed.), *Micropaleontología*. pp. 361–371. Prensas Universitarias de Zaragoza, Zaragoza.
- ALONSO, A. & FLOQUET, M. 1982. Sédimentation et environnement au Turonien en Vieille Castille (Espagne): Un modèle d'évolution en domaine de plate-forme. *Mémoires du Musée National d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série. Série C, Sciences de la Terre*, **49**: 113–128.
- ALONSO, A., & MAS, J.R. 1982. Correlación y evolución paleogeográfica del Cretácico al norte y al sur del Sistema Central. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **8**: 145–166.
- ALONSO, A., FLOQUET, M., MAS, R. & MELÉNDEZ, A. 1993. Late Cretaceous carbonate platforms: origin and evolution, Iberian Range, Spain. In: SIMO, J.A.T., SCOTT, R.W. & MASSE, J.P. (Eds.), *Cretaceous carbonate Platforms*. American Association of Petroleum Geologists, *Memoir*, **56**: 297–313.
- AMOT, M. 1982. El Cretácico Superior de la Región Navarro-Cántabra. In: GARCÍA, A. (Ed.), *El Cretácico de España*. pp. 88–111. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- AMOT, M., FLOQUET, M., MATHEY, B., PASCAL, A., RAT, P., & SALOMON, J. 1982. Évolution de la marge Cantabrique et de son arrière-pays ibérique au Crétacé. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **8**: 37–63.
- ANDERSON, D.M., LIVELY, J.J., REARDON, E.M. & PRICE, C.A. 1985. Sinking characteristics of dinoflagellate cysts. *Limnology and Oceanography*, **30**(5): 1000–1009.
- ANDERSON, D.M. 1998. Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. In: ANDERSON, D.M., CEMBELLA, A.D., & HALLEGRAEFF, G.M. (Eds.), *The physiological ecology of harmful algal blooms*. pp. 29–48. Springer-Verlag, Heidelberg.
- ANTONESCU, E. 1973. Asociatii palinologice caracteristice unor Formatiuni Cretacice din muntii metaliferi. *Dări de seamă ale şedinţelor*, **54**(3): 115–169.
- ANTONESCU, E. 1974. Date palynostratigrafice asupra depozitelor cretacice din Muntii Metaliferi. *Dări de seamă ale şedinţelor*, **60**(4): 25–49.
- ARAI, M., LANA, C.C. & PEDRÃO, E. 1994. Ecozona *Subtilisphaera* spp.: registro eocretáceo de um importante episódio ecológico do Oceano Atlântico primitivo. *Acta Geológica Leopoldensia*, **17**(39/2): 521–538.
- ARAI, M., BOTELHO NETO, J., LANA, C.C. & PEDRÃO, E. 1998. Diferenciação biogeográfica dos dinoflagelados cretáceos nas bacias brasileiras e sua relação com o provincialismo no Atlântico. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **70**: 382–383.
- ARAI, M., NETO, J.B., LANA, C.C. & PEDRÃO, E. 2000. Cretaceous dinoflagellate provincialism in Brazilian marginal basins. *Cretaceous Research*, **21**(2–3): 351–366.

- ARTHUR, M. & PREMOLI-SILVA, I. 1982. Development of widespread organic rich strata in Mediterranean Tethys. In: SCHLANGER, A. & CITA, M.B. (Eds.), *Nature and origin of Cretaceous carbon-rich facies*. pp. 7–54. Academic Press, London/New York/Paris.
- ASHRAF, A.R. 1979. Die räto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans. 6. Jurassische und unterkretazische Dinoflagellaten und Acritarchen aus Nordafghanistan. *Palaeontographica Abteilung B*, **169**(4–6): 122–158.
- ASHRAF, A.R. & ERBEN, H.K. 1986. Palynologische Untersuchungen an der Kreide/Tertiär-Grenze west-mediterraner Regionen. *Palaeontographica Abteilung B*, **200**(1–6): 111–163.
- AURISANO, R.W. 1989. Upper Cretaceous dinoflagellate biostratigraphy of the subsurface Atlantic Coastal Plain of New Jersey and Delaware, U.S.A. *Palynology*, **13**: 143–179.
- AZÉMA, C., FAUCONNIER, D. & VIAUD, J.M. 1981. Microfossils from the Upper Cretaceous of Vendée (France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **35**(2–4): 237–281.
- AZÉMA, C., FAUCONNIER, D. & NEUMANN, M. 1990. Apport de données palynologiques à l'étude du Cénomaniens de part et d'autre du seuil du Poitou (France). *Revue de Micropaléontologie*, **33**(1): 3–23.
- BACKHOUSE, J. 1988. Late Jurassic and Early Cretaceous palynology of the Perth Basin, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia, Bulletin*, **135**: 1–233.
- BALTES, N. 1963. Dinoflagellate si Hystrichosphaeride Cretacice din Platforma moesica. *Petrol si Gaze*, **14**(12): 581–589.
- BALTES, N. 1966. Cretaceous microfloristic complexes from the Moesic Platform, Romania. *Pollen et Spores*, **8**(3): 565–572.
- BARRON, E.J. 1987. Cretaceous plate tectonic reconstructions. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **59**(1–4): 3–29.
- BARRÓN, E. & COMAS-RENGIFO, M.J. 2007. Differential accumulation of miospores in Upper Miocene sediments of the La Cerdaña Basin (eastern Pyrenees, Spain). *Comptes Rendus Palevol*, **6**(1): 157–168.
- BARROSO-BARCENILLA, F. 2004. Acanthoceratidae y zonación de ammonites del Cenomaniense superior y del Turoniense inferior en el área de Puentevedy, Cuenca Vasco-Cantábrica, España. *Coloquios de Paleontología*, **54**: 83–114.
- BARROSO-BARCENILLA, F. 2006. Cefalópodos del Cenomaniense superior y del Turoniense inferior en el Surco Ibérico, España. Unpublished PhD Thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 613 p.
- BARROSO-BARCENILLA, F. 2007. Revision and new data of the ammonite family Acanthoceratidae de Grossouvre, 1894, from the lower Turonian of the Iberian Trough, Spain. *Palaeontographica Abteilung A*, **280**(1–3): 123–163.
- BARROSO-BARCENILLA, F., GOY, A., & SEGURA, M. 2009. Ammonite zonation of the Upper Cenomanian and Lower Turonian in the Iberian Trough, Spain. *Newsletters on Stratigraphy*, **43**(2): 139–164.
- BARROSO-BARCENILLA, F., PASCUAL, A., PEYROT, D. & RODRÍGUEZ-LÁZARO, J. 2011. Integrated biostratigraphy and chemostratigraphy of the upper Cenomanian and lower Turonian succession in Puentevedy, Iberian Trough, Spain. *Proceedings of the Geologists' Association*, **122**(1): 67–81.
- BATTEN, D.J. 1982. Palynofacies and salinity in the Purbeck and Wealden of southern England. In: BANNER, F.T. & LORD, A.R. (Eds.), *Aspects of Micropalaeontology*. pp. 278–308. George Allen & Unwin, London.
- BATTEN, D.J. & UWINS, P.J.R. 1985. Early-Late Cretaceous (Aptian-Cenomanian) palynomorphs. *Journal of micropalaeontology*, **4**(1): 151–167.
- BATTEN, D.J. & LISTER, J.K. 1988. Early Cretaceous dinoflagellate cysts and chlorococcalean algae from freshwater and low salinity palynofacies in the English Wealden. *Cretaceous Research*, **9**(4): 337–367.
- BATTEN, D.J. & MARSHALL, K.L. 1991. Palynology of Upper Cretaceous “Black Shales” from Helgoland, southern North Sea. *Geologisches Jahrbuch Reihe A*, **120**: 105–115.
- BEGOUEN, V. 1993. The dinoflagellate cysts of the Late Cretaceous of the Sub-Pyrennes Zone, (France): Biostratigraphy, facies analyses and cladistic approach of the Peridinales. *Strata*, **19**: 1–257.
- BELOW, R. 1981. Dinoflagellaten-Zysten aus dem oberen Hauterive bis unteren Cenoman Süd-West Marokkos. *Palaeontographica Abteilung B*, **176**(1–4): 1–145.

- BELOW, R. 1982. Scolochorate Zysten der Gonyaulacaceae (Dinophyceae) aus der Unterkreide Marokkos. *Palaeontographica Abteilung B*, **182**(1-3): 1-51.
- BELOW, R. 1984. Aptian to Cenomanian dinoflagellate cysts from the Mazagan Plateau, northwest Africa (Sites 545 and 547, Deep Sea Drilling Project Leg 79). In: HINZ, K., WINTERER, E.L. *et al.* (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 621-649. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- BENEDEK, P.N. 1972. Phytoplanktonen aus dem Mittel- und Oberoligozän von Tönisberg (Niederrheingebiet). *Palaeontographica Abteilung B*, **137**(1-3): 1-71.
- BERKERLEY, A., PERRY, C.T. & SMITHERS, S.G. 2008. Taphonomic signatures and patterns of test degradation on tropical, intertidal benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **73**(3-4): 148-163.
- BERTHOU, P.-Y. & HASENBOEHLER, B. 1982. Les kystes de dinoflagellés de l'Albien et du Cénomanien de la région de Lisbonne (Portugal). Répartition et intérêt stratigraphique. *Cuadernos de Geología Ibérica*, **8**: 761-779.
- BERTHOU, P.-Y. & LEEREVELD, H. 1986. L'Apport de l'étude des kystes de dinoflagellés à la stratigraphie des terrains Hauteriviens à Albien. Région de Lisbonne (Portugal). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **72**: 119-128.
- BERTHOU, P.-Y. & LEEREVELD, H. 1990. Stratigraphic implications of palynological studies on Berriassian to Albian deposits from western and southern Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **66**(3-4): 313-344.
- BERTHOU, P.-Y., FOUCHER, J.C., LECOCQ, B. & MORON, J.M. 1980. Aperçu sur les kystes de dinoflagellés de l'Albien et du Cénomanien du Bassin occidental portugais. *Cretaceous Research*, **1**(2): 125-141.
- BERTHOU, P.-Y., CORREIA, F., PRATES, S. & TAUGOURDEAU, J. 1983. Essai de synthèse du Crétacé de l'Algarve: Biostratigraphie, paléogéographie et sédimentation argileuse. I. Biostratigraphie et Paléogéographie. *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, **20**: 3-24.
- BICE, K.L., HUBER, B. & NORRIS, R.D. 2003. Extreme polar warmth during the Cretaceous greenhouse? Paradox of the late Turonian delta O-18 record at Deep Sea Drilling Project Site 511 *Paleoceanography*, doi: 10.1029/2002PA000848.
- BIRKS, H.J.B. & BIRKS, H.H. 1980. Quaternary palaeoecology. Edward Arnold, London, 289 p.
- BLOCH, J., SCHRÖDER-ADAMS, C., LECKIE, D.A., MCINTYRE, D.J., CRAIG, J. & STANILAND, M. 1993. Revised stratigraphy of the lower Colorado Group (Albian to Turonian), western Canada. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **41**(3): 325-348.
- BOON, J.J., RIJPSMA, W.I., DE LANGE, F., DE LEEUW, J.W., YOSHIOKA, M. & SHIMIZU, Y. 1979. The Black Sea sterol - a molecular fossil for dinoflagellate blooms. *Nature*, **277**(5692): 125-127.
- BREMAN, E. 1976. Paleocology and systematics of Cenomanian and Turonian ostracoda from Guadalajara and Soria (Central Spain). *Revista Española de Micropaleontología*, **8**(1): 72-122.
- BRIDEAUX, W. 1971. Palynology of the lower Colorado Group central Alberta, Canada. I. Introductory remarks, geology and microplankton studies. *Palaeontographica Abteilung B*, **135**(3-6): 53-114.
- BRIDEAUX, W.W. 1977. Taxonomy of Upper Jurassic-Lower Cretaceous microplankton from the Richardson Mountains, District of Mackenzie, Canada. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **281**: 1-89.
- BRINKHUIS, H. 1994. Late Eocene to Early Oligocene dinoflagellate cysts from the Priabonian type-area (Northeast Italy): biostratigraphy and paleoenvironmental interpretation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**(1-2): 121-163.
- BRINKHUIS, H. & ZACHARIASSE, W.J. 1988. Dinoflagellate cysts, sea level changes and planktonic foraminifers across the Cretaceous-Tertiary boundary at El Haria, Northwest Tunisia. *Marine Micropaleontology*, **13**(2): 153-191.
- BRONN, H.G. 1848. Index Palaeontologicus oder Übersicht der bis jetzt bekannten fossilen Organismen. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung und Druckerei, Stuttgart, XXXIV + 1381 p.
- BROWN, C.A., 2008. Palynological techniques (Edition 2008). American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, 137 p.
- BUJAK, J.P. 1984. Cenozoic dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bering Sea and northern North Pacific, D.S.D.P. Leg 19. *Micropaleontology*, **30**(2): 180-212.
- BUJAK, J.P. & WILLIAMS, G.L. 1978. Cretaceous palynostratigraphy of offshore southeastern Canada. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **297**: 1-19.

- BUJAK, J.P. & DAVIES, E.H. 1983. Modern and fossil Peridiniineae. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, 13: 1-212.
- BUJAK, J.P., DOWNIE, C., EATON, G.L. & WILLIAMS, G.L. 1980. Dinoflagellate cyst and acritarchs from the Eocene of southern England. *Special Papers in Palaeontology*, 24: 1-100.
- BURGER, D. 1980a. Palynological studies in the Lower Cretaceous of the Surat Basin, Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics, Bulletin*, 189: 1-106.
- BURGER, D. 1980b. Early Cretaceous (Neocomian) microplankton from the Carpentaria Basin, northern Queensland. *Alcheringa*, 4(4): 263-279.
- BURGESS, J.D. 1971. Palynological interpretation of Frontier environments in central Wyoming. *Geoscience & Man*, 3: 69-82.
- BÜTSCHLI, O. 1885. Erster Band. Protozoa, In: Dr. H.G. BRONN. *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild*. pp. 865-1088. C.F. Winter'sche Verlagsbuchhandlung, Leipzig and Heidelberg.
- ČECH, S., HRADECKÁ, L., SVOBODOVÁ, M. & ŠVÁBENICKÁ, L. 2005. Cenomanian and Cenomanian-Turonian boundary in the southern part of the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Czech Geological Survey, Bulletin of Geosciences*, 80(4): 321-354.
- CIRY, R. 1933. Le Crétacé Supérieur de la partie occidentale de la province de Burgos. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 196: 198.
- CIRY, R. 1940. Étude géologique d'une partie des provinces de Burgos, Palencia, León et Santander. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 74: 1-513.
- CLARKE, L.J. & JENKYN, H.C. 1999. New oxygen isotope evidence for long-term Cretaceous climatic change in the Southern Hemisphere. *Geology*, 27(8): 699-702.
- CLARKE, R.F.A. & VERDIER, J.-P. 1967. An investigation of microplankton assemblages from the chalk of the Isle of Wight, England. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Eerste Reeks*, 24(3): 1-96.
- CLARKE, R.F.A., DAVEY, R.J., SARJEANT, W.A.S. & VERDIER, J.-P. 1968. A note on the nomenclature of some Upper Cretaceous and Eocene dinoflagellate taxa. *Taxon*, 17: 181-183.
- COOKSON, I.C. 1965. Cretaceous and Tertiary microplankton from south-eastern Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 78(1): 85-93.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1958. Microplankton from Australian and New Guinea Upper Mesozoic sediments. *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 70(1): 19-79.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1960a. Microplankton from Australian Cretaceous sediments. *Micropaleontology*, 6(1): 1-18.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1960b. Upper Mesozoic microplankton from Australia and New Guinea. *Palaeontology*, 2(2): 243-261.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1962. Additional microplankton from Australian Cretaceous sediments. *Micropaleontology*, 8(4): 485-507.
- COOKSON, I.C. & HUGHES, N.F. 1964. Microplankton from the Cambridge Greensand (Mid-Cretaceous). *Palaeontology*, 7(1): 37-59.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1968. Microplankton from two samples from Gingin Brook No. 4 Borehole, Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 51: 110-122.
- COOKSON, I.C. & EISENACK, A. 1969. Some microplankton from two bores at Balcatta, Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 52: 3-8.
- COPE, J.C.W. 2006. Upper Cretaceous palaeogeography of the British Isles and adjacent areas. *Proceedings of the Geologists' Association*, 117(2): 129-143.
- COSTA, L.I. & DAVEY, R.J. 1992. Dinoflagellate cysts of the Cretaceous System. In: POWELL, A.J. (Ed.), *A stratigraphic index of dinoflagellate cysts*. pp. 99-131. Chapman and Hall, London.
- COURTINAT, B. 1989. Les organoclastes des formations lithologiques du Malm dans le Jura méridional. Systématique, biostratigraphie et éléments d'interprétation paléocéologique. *Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, Documents*, 105: 1-361.
- COURTINAT, B. 1993. The significance of palynofacies fluctuations in the Greenhorn Formation (Cenomanian-Turonian) of the Western Interior. *Marine Micropaleontology*, 21(1-3): 249-257.
- COURTINAT, B., CRUMIÈRE, J.P., MÉON, H. & SHAAF, A. 1991. Les associations de kystes de dinoflagellés du Cénomanien-Turonien de Vergons, (Bassin Vocontien France). *Geobios*, 24(6): 649-666.

- CROUCH, E.M. & BRINKHUIS, H. 2005. Environmental change across the Paleocene–Eocene transition from eastern New Zealand: A marine palynological approach. *Marine Micropaleontology*, **56**(3–4): 138–160.
- CRUMIÈRE, J.P., CRUMIÈRE-AIRAUD, C. & ESPITALIÉ, J. 1990. Préservation cyclique de la matière organique amorphe des sédiments au passage Cénomanién-Turonien dans le Bassin Vocontien (Sud-Est France). Contrôles paléo-océanographiques. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**(3): 469–478.
- DALE, B. 1976. Cyst formation, sedimentation and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **22**(1): 39–60.
- DALE, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton”. In: FRYXELL, G.A. (Ed.), *Survival strategie of the algae*. pp. 69–136. Cambridge University Press, New York.
- DALE, B. 1986. Life Cycle strategies of oceanic Dinoflagellate. *UNESCO Technical Papers in Marine Science*, **49**: 65–72.
- DALE, B. 1996. Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (Eds.), *Palynology: Principles and applications*. pp. 1249–1275. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- DALE, B. & DALE, A.L. 1992. Dinoflagellate contribution to the Deep Sea. In: HONJO, S. (Ed.), *Ocean biocoenosis Series*, **5**: 1–76.
- DALE, B. & FJELLSÅ, A. 1994. Dinoflagellate cysts as paleoproductivity indicators: State of the art, potentialm and limits. In: ZAHN, R., PEDERSEN, T.F., KAMINSKI, M. & LABEYRIE, L. (Eds.), *Carbon cycling in the global ocean: constraints on the ocean's role in global change*. pp. 521–537. Springer Verlag, Berlin.
- DAVEY, R.J. 1969a. Non-calcareous microplankton from the Cenomanian of England, northern France and North America, Part I. *Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology)*, **17**(3): 103–180.
- DAVEY, R.J. 1969b. The evolution of certain Upper Cretaceous hystrichospheres from South Africa. *Palaeontologia africana*, **12**: 25–51.
- DAVEY, R.J. 1969c. Some dinoflagellate cysts from the Upper Cretaceous of northern Natal, South Africa. *Palaeontologia africana*, **12**: 1–23.
- DAVEY, R.J. 1970. Non-calcareous microplankton from the Cenomanian of England, northern France and North America, Part II. *Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology)*, **18**(8): 333–397.
- DAVEY, R.J. 1971. Palynology and palaeo-environmental studies with special reference to the continental shelf sediments of South Africa. In: FARINACCI, A. (Ed.) *Proceedings of the 2nd Planktonic Conference*, vol. 1. pp. 331–347. Edizioni Technoscienza, Rome.
- DAVEY, R.J. 1974. Dinoflagellate cysts from the Barremian of the Speeton Clay, England. *Birbal Sahni Institut of Palaeobotany, Special publication*, **3**: 41–75.
- DAVEY, R.J. 1978. Marine Cretaceous palynology of Site 361, D.S.D.P. Leg. 40, off southwestern Africa. In: BOLLI, H.M., RYAN, W.B.F. et al. (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 883–913. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- DAVEY, R.J. 1979. Marine Apto-Albian palynomorphs from Holes 400A and 402A, IPOD Leg 48, northern Bay of Biscay. In: MONTADERT, L., ROBERTS, D.G. et al. (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 547–577. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- DAVEY, R.J. 1982. Dinocyst stratigraphy of the latest Jurassic to Early Cretaceous of the Haldager N°1 borehole, Denmark. *Danmarks Geologiske Undersøgelse, Serie B*, **6**: 1–57.
- DAVEY, R.J. 2001. A summary of palynology of the lower Hauterivian (Lower Cretaceous) from Speeton, east England. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **219**(1/2): 83–93.
- DAVEY, R.J. & WILLIAMS, G.L. 1966a. The genera *Hystrichosphaera* and *Achomosphaera*. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts*. pp. 28–52. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- DAVEY, R.J. & WILLIAMS, G.L. 1966b. The genus *Hystrichosphaeridium* and its allies. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts*. pp. 53–106. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- DAVEY, R.J. & WILLIAMS, G.L. 1969. Generic reallocations. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Appendix to “Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts”*.

- pp. 4–7. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- DAVEY, R.J. & VERDIER, J.-P. 1971. An investigation of microplankton assemblages from the Albian of the Paris Basin. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Afdeling Natuurkunde, Eerste Reeks*, **26**(2): 3–58.
- DAVEY, R.J. & VERDIER, J.-P. 1973. An investigation of microplankton assemblages from latest Albian (Vraconian) sediments. *Revista Española de Micropaleontología*, **5**(2): 173–212.
- DAVEY, R.J. & ROGERS, J. 1975. Palynomorph distribution in recent offshore sediments along two traverses off south west Africa. *Marine Geology*, **18**(3): 213–225.
- DAVEY, R.J. & VERDIER, J.-P. 1976. A review of certain non-tabulate Cretaceous hystricospherid dinocysts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **22**(4): 307–335.
- DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. 1966a. Fossil dinoflagellate cysts attributed to *Baltisphaeridium*. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts* pp. 157–173. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. 1966b. Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts. *Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology)*, **Supplement 3**: 3–248.
- DE CONINCK, J. 1965. Microfossiles planctoniques du sable Yprésien à Merelbeke. Dinophyceae et Acritarcha. *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences Naturelles de Belgique, Classe des Sciences, collection in-8°*, **36**(2): 1–55.
- DE CONINCK, J. 1969. Dinophyceae et Acritarcha de l'Yprésien du sondage de Kallo. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **161**: 1–67.
- DE CONINCK, J., GEETS, S. & WILLEMS, W. 1983. The Mont Héribu Member: base of the Leper Formation in the Belgian Basin. *Tertiary Research*, **5**(2): 83–104.
- DE LEEUW, J.W., VERSTEEGH, G.J.M. & VAN BERGEN, P.F. 2006. Biomacromolecules of algae and plants and their fossil analogues. *Plant Ecology*, **182**(1–2): 209–233.
- DE VERNAL, A., ROCHON, A., TURON, J.-L. & MATTHIESSEN, J. 1997. Organic-walled dinoflagellate cysts: palynological tracers of sea-surface conditions in middle to high latitudinal marine environments. *Geobios*, **30**(7): 905–920.
- DEÁK, M.H. & COMBAZ, A. 1967. Microfossiles “organiques” du Wealdien et du Cénomanién dans un sondage de Charente-Maritime. *Revue de Micropaléontologie*, **10**(2): 69–96.
- DEFLANDRE, G. 1935. Considérations biologiques sur les microorganismes d'origine planctonique conservés dans les silex de la craie. *Bulletin biologique de la France et de la Belgique*, **69**: 213–244.
- DEFLANDRE, G. 1936. Microfossiles des silex crétacés. Première partie. Généralités. Flagellés. *Annales de Paléontologie*, **25**: 151–191.
- DEFLANDRE, G. 1937. Microfossiles des silex crétacés. Deuxième partie. Flagellés insertae sedis. Hystrichosphaeridés. Sarcodinés. Organismes divers. *Annales de Paléontologie*, **26**: 51–103.
- DEFLANDRE, G. 1939. Microplancton des mers jurassiques conservé dans les marnes de Villers-sur-Mer (Calvados). Étude préliminaire et considérations générales. *Station Zoologique de Wimereux, Travaux*, **13**: 147–200.
- DEFLANDRE, G. 1943. Sur quelques nouveaux dinoflagellés des silex crétacés. *Bulletin de la Société Géologique de France, 5e Série*, **13**: 499–599.
- DEFLANDRE, G. 1946. Remarques sur la systématique des Hystrichosphaeridés. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, **7**: 110–111.
- DEFLANDRE, G. 1954. Systématique des hystrichosphaeridés: sur l'acceptation du genre *Cymatiosphaera* O. WETZEL. *Comptes Rendus Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, **12**: 257–259.
- DEFLANDRE, G. 1966. Fiches Micropaléontologiques: Dinoflagellés V. C.N.R.S., Paris, 2522–2875 p.
- DEFLANDRE, G. & COURTEVILLE, H. 1939. Note préliminaire sur les microfossiles des silex crétacés du Cambrésis. *Bulletin de la Société Française de Microscopie*, **8**: 95–106.
- DEFLANDRE, G. & COOKSON, I.C. 1955. Microplancton fossile des sédiments du Mésozoïque supérieur et du Tertiaire d'Australie. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **6**(2): 242–313.
- DODSWORTH, P. 1995. A note of caution concerning the application of quantitative palynological data from oxidized preparations. *Journal of Micropalaeontology*, **14**(1): 6.
- DODSWORTH, P. 1996. Stratigraphy, microfossils and depositional environments of the lowermost part of the Welton Chalk Formation (late Cenomanian to early Turonian, Cretaceous) in eastern

- England. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, **51**: 45–64.
- DODSWORTH, P. 2000. Trans-Atlantic dinoflagellate cyst stratigraphy across the Cenomanian-Turonian (Cretaceous) stage boundary. *Journal of Micropalaeontology*, **19**(1): 69–84.
- DODSWORTH, P. 2004. The palynology of the Cenomanian-Turonian (Cretaceous) Boundary succession at Aksudere in Crimea, Ukraine. *Palynology*, **28**(1): 129–141.
- DÖRHÖFER, G. & DAVIES, E.H. 1980. Evolution of archeopyle and tabulation in rhaetogonyaulacinean dinoflagellate cysts. *Miscellaneous Publications*, Royal Ontario Museum, Life Sciences, Toronto, 91p.
- DOWNIE, C. & SARJEANT, W.A.S. 1963. On the interpretation and status of some Hystrichosphere genera. *Palaeontology*, **6**(1): 83–96.
- DOWNIE, C. & SARJEANT, W.A.S. 1965. Bibliography and index of fossil dinoflagellates and acritarchs. *Geological Society of America, Memoir*, **94**: 1–180.
- DRUGG, W.S. 1967. Palynology of the Upper Moreno Formation (Late Cretaceous-Paleocene) Escarpado Canyon, California. *Palaeontographica Abteilung B*, **120**(1–4): 1–71.
- DRUGG, W.S. & HABIB, D. 1988. Palynology of the Valanginian-Barremian in Hole 638B, Barremian-Albian in Hole 641C, and Turonian in Hole 641A, Ocean Drilling Project Leg 1093. In: BOILLOT, G., WINTERER, E. L. *et al.* (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Project, Scientific Results*. pp. 429–432. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- DRZEWIECKI, P.A. & SIMO, J.A. 1997. Carbonate platform drowning and oceanic anoxic events on a Mid-Cretaceous carbonate platform, south-central Pyrenees, Spain. *Journal of Sedimentary Research*, **67**(4): 698–714.
- DUANE, A.M. 1992. Palynological Investigations of Cenomanian chalks and marls from England. Unpublished Ph.D. Thesis, Polytechnic South West, Plymouth, 388 p.
- DUXBURY, S. 1980. Barremian phytoplankton from Speeton, East Yorkshire. *Palaeontographica Abteilung B*, **173**(4–6): 107–146.
- DUXBURY, S. 1983. Study of dinoflagellate cysts and acritarchs from the lower Greensand (Aptian to lower Albian) of Isle of Wight, southern England. *Palaeontographica Abteilung B*, **186**(1–3): 18–80.
- EATON, G.L. 1980. Nomenclature and homology in peridinialean dinoflagellate plate patterns. *Palaeontology*, **23**(3): 667–688.
- EATON, G.L., FENSOME, R.A., RIDING, J.B. & WILLIAMS, G.L. 2001. Re-evaluation of the status of the dinoflagellate cyst genus *Cleistosphaeridium*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **219**(1/2): 171–205.
- EDWARDS, L.E. 1990. Peridinialean dinoflagellate plate patterns, labels and homologies. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **65**(1–4): 293–303.
- EHRENBERG, C.G. 1830. Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. *Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Abhandlungen, Physikalische-Mathematische Klasse*: 1–88.
- EHRENBERG, C.G. 1831. Animalia evertabrata. In: HEMPRICH, P.C. & EHRENBERG, C.G. (Eds.), *Symbolae physicae... Pars zoologica*, Berlin.
- EHRENBERG, C.G. 1838. Über das Massenverhältniss der jetzt lebenden Kiesel-Infusorien und über ein neues Infusorien-Conglomerat als Polierschiefer von Jastraba in Ungarn. *Königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Abhandlungen*, **1**: 109–135.
- EISENACK, A. 1931. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. 1. *Paläontologische Zeitschrift*, **13**(1–2): 74–118.
- EISENACK, A. 1938. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs IV. *Paläontologische Zeitschrift*, **19**(3–4): 217–243.
- EISENACK, A. 1958. Mikroplankton aus dem norddeutschen Apt, nebst einigen Bemerkungen über fossile Dinoflagellaten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **106**(3): 383–422.
- EISENACK, A. 1963. *Cordosphaeridium* n.g., ex *Hystrichosphaeridium*, Hystrichosphaeridea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **118**: 260–265.
- EISENACK, A. 1967. Katalog der Fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und Verwandten Mikrofossilien. Band I. Dinoflagellaten. 1. Ergänzungslieferung. III. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 241 p.
- EISENACK, A. & COOKSON, I.C. 1960. Microplankton from Australian Lower Cretaceous sediments.

- Proceedings of the Royal Society of Victoria*, 72(1): 1–11.
- EISENACK, A. & KLEMENT, K.W. 1964. Katalog der Fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und Verwandten Mikrofossilien. Band I. Dinoflagellaten. Ergänzungslieferung. II. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 888 p.
- EISENACK, A. & KJELLSTRÖM, G. 1971. Katalog der Fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und Verwandten Mikrofossilien. Band I. Dinoflagellaten. II. Ergänzungslieferung. III. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 215 p.
- EISENACK, A. & KJELLSTRÖM, G. 1972. Katalog der Fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und Verwandten Mikrofossilien. Band II. Dinoflagellaten. III. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1132 p.
- EISENACK, A., & KJELLSTRÖM, G. 1975. Katalog der Fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und Verwandten Mikrofossilien. Band II. Dinoflagellaten. I. Ergänzungslieferung. III. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 518 p.
- ELLEGAARD, M. 2000. Variations in dinoflagellate cyst morphology under conditions of changing salinity during the last 2000 years in the Limfjord, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 109(1): 65–81.
- ELLEGAARD, M., KULIS, D.M., & ANDERSON, D.M. 1998. Cysts of Danish *Gymnodinium nolleri* ELLEGAARD et MOESTRUP sp. ined. (Dinophyceae): Studies on encystment, excystment and toxicity. *Journal of Plankton Research*, 20(9): 1743–1755.
- ELLEGAARD, M., LEWIS, J. & HARDING, I.C. 2002. Cyst-theca relationship, life cycle, and effects of temperature and salinity on the cyst morphology of *Gonyaulax baltica* sp. nov. (Dinophyceae) from the Baltic Sea area. *Journal of Phycology*, 38(4): 775–789.
- ELLEGAARD, M., DAUGBJERG, N., ROCHON, A., LEWIS, J., & HARDING, I.C. 2003. Morphologic and genetic (LSU rDNA) variation within *Spiniferites*/*Gonyaulax* (Dinophyceae), including the cyst-theca relationship of *Spiniferites elongatus* and phylogenetic analysis of the position of *Spiniferites* and *Bitectatodinium* within the Gonyaulacales. *Phycologia*, 42(2): 151–164.
- ELSIK, W.C. 1966. Biologic degradation of fossil pollen grains and spores. *Micropaleontology*, 12(4): 515–518.
- ERBA, E. 2004. Calcareous nannofossils and Mesozoic oceanic anoxic events. *Marine Micropaleontology*, 52(1–4): 85–106.
- ERBACHER, J., FRIEDRICH, O., WILSON, P.A., BIRCH, H. & MUTTERLOSE, J. 2005. Stable organic carbon isotope stratigraphy across oceanic anoxic event 2 of Demerara Rise, western tropical Atlantic. *Geochemistry Geophysics Geosystems*, doi: 10.1029/2004GC000850.
- ESCUADERO, A., GAVILÁN, R., & RUBIO, A. 1994. Una breve revisión de técnicas de análisis multivariantes aplicables en fitosociología. *Botanica Complutensis*, 19: 9–38.
- ESHET, Y., ALMOGI-LABIN, A. & BEIN, A. 1994. Dinoflagellate cysts, palaeoproductivity and upwelling systems: A Late Cretaceous example from Israel. *Marine Micropaleontology*, 23(3): 231–240.
- EVITT, W.R. 1963. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, I. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 49(2): 158–164.
- EVITT, W.R. 1985. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, 333 p.
- FALLOT, P. 1931. Note préliminaire sur le Crétacé de la région de Soria. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 31(7-9): 212–218.
- FAUCONNIER, D. 1979. Les dinoflagellés de l'Albien et du Cénomanien inférieur du bassin de Paris. *Documents du BRGM*, 5: 151p.
- FAUCONNIER, D. 1985. Marine Cretaceous palynology of hole 549 and 550, Deep Sea Drilling Project Leg 80, Northern Bay of Biscay. In: GRACIANSKY, P.C., DE POAG, C.W. et al. (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 653–662. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- FAUCONNIER, D. & MASURE, E. 2004. Les dinoflagellés fossiles. Guide pratique de détermination. Les genres à processus et à archéopyle apical. BRGM Editions, Orléans, 602 p.
- FECHNER, G.G. 1985. Quantitative investigations of a mid-Cretaceous dinoflagellate cyst assemblage from SE-France, supplemented by notes on the palaeogeography and the palaeoenvironment. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, 60: 111–137.

- FECHNER, G.G. 1989. Palynologische Untersuchungen im Alb/Cenoman-Grenzbereich von Rüthen (NW-Deutschland) und La Vierre (SE-Frankreich). *Documenta Naturae*, **53**: 1–136.
- FECHNER, G.G. 1995. Phytoplankton und Sporomorphen aus dem Cenoman-Basiskonglomerat von Bochum (Nordrheinwestfalen, Deutschland). *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe E*, **16**: 129–153.
- FEIST-BURKHARDT, S. & GÖTZ, A.E. 2002. Palynofazies und Sequenzstratigraphie. *Sediment*, **18**: 57–72.
- FELIX, C.J., & BURBRIDGE, P.P. 1976. Age of microplankton studied by Manum and Cookson from Graham and Ellef Ringnes Islands. *Geoscience & Man*, **15**: 83–86.
- FENSOME, R.A. & GUERSTEIN, G.R. 2000. The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates. New Series. Volume 5. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 2549–2766 p.
- FENSOME, R.A., WILLIAMS, G.L., BARSS, M.S., FREEMAN, J.M. & HILL, J.M. 1990. Acritarchs and fossil prasinophytes: an index to genera, species and intraspecific taxa. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, 1–771 p.
- FENSOME, R.A., GOCHT, H., STOVER, L.E. & WILLIAMS, G.L. 1991. The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates. New Series. Volume 1. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1–828 p.
- FENSOME, R.A., GOCHT, H., STOVER, L.E. & WILLIAMS, G.L. 1993a. The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates. New Series. Volume 2. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 829–1461 p.
- FENSOME, R.A., TAYLOR, F.J.R., NORRIS, G., SARJEANT, W.A.S., WHARTON, D.I. & WILLIAMS, G.L. 1993b. A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology Press Special Paper*, **7**: 1–351.
- FENSOME, R.A., GOCHT, H. & WILLIAMS, G.L. 1995. The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates. New Series. Volume 3. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1463–2008 p.
- FENSOME, R.A., GOCHT, H. & WILLIAMS, G.L. 1996a. The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates. New Series. Volume 4. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 2009–2548 p.
- FENSOME, R.A., MACRAE, R.A., MOLDOWAN, J.M., TAYLOR, F.J.R. & WILLIAMS, G.L. 1996b. The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*, **22**: 329–338.
- FENSOME, R.A., RIDING, J.B. & TAYLOR, F.J.R. 1996c. Dinoflagellates. In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*. pp. 107–169. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- FENSOME, R.A., SALDARRIAGA, J.F. & TAYLOR, F.J.R. 1999. Dinoflagellate phylogeny revisited: reconciling morphological and molecular based phylogenies. *Grana*, **38**(2–3): 66–80.
- FENSOME, R.A., CRUX, J.A., GARD, I.G., MACRAE, R.A., WILLIAMS, G.L., THOMAS, F.C., FIORINI, F. & WACH, G. 2008a. The last 100 million years on the Scotian Margin, offshore eastern Canada: an event-stratigraphic scheme emphasizing biostratigraphic data. *Atlantic Geology*, **44**: 93–126.
- FENSOME, R.A., MACRAE, R.A. & WILLIAMS, G.L. 2008b. DINOFLAJ2, Version 1. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Data Series*, **1**.
- FENSOME, R.A., WILLIAMS, G.L. & MACRAE, R.A. 2009. Late Cretaceous and Cenozoic fossil dinoflagellates and other palynomorphs from the Scotian Margin, offshore eastern Canada. *Journal of Systematic Palaeontology*, **7**(1): 1–79.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1984. Nuevas perspectivas de la tafonomía evolutiva: tafosistemas y asociaciones conservadas. *Estudios Geológicos*, **40**: 215–224.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. 1988. La tafonomía: un subsistema conceptual de la paleontología. *Coloquios de Paleontología*, **41**: 9–34.
- FERNÁNDEZ-LÓPEZ, S. & FERNÁNDEZ-JALVO, Y. 2002. The limit between biostratigraphy and fossilization. In: DE RENZI, M., PARDO ALONSO, M.V., BELINCHÓN, M., PEÑALVER, E., MONTOYA, P. & MÁRQUEZ-ALIAGA, A. (Eds.), *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*. pp. 27–36, Valencia.
- FERNÁNDEZ-MARRÓN, M.T., GIL, J., GIL-CID, M.D. & FONOLLÀ OCETE, J.F. 2010. Précision sur le patron d'empilement de dépôts du Cénomanien-Turonien de Somolinos (Chaîne Ibérique, Espagne) d'après l'étude palynologique. *Geobios*, **43**(3): 305–315.
- FEUILLÉ, P. 1967. Le Cénomanien des Pyrénées Basques aux Asturies. *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série*, **46**(108): 1–343.
- FIRTION, F. 1952. Le Cénomanien inférieur du Novion-en-Thiérache: examen micropaléontologique. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **72**: 150–163.

- FITZPATRICK, M.E.J. 1992. Turonian dinoflagellate cyst assemblages from southern England. Unpublished PhD Thesis, University of Plymouth, Plymouth, 373 p.
- FITZPATRICK, M.E.J. 1995. Dinoflagellate cysts biostratigraphy of the Turonian (Upper Cretaceous) of Southern England. *Cretaceous Research*, **16**(6): 757–791.
- FITZPATRICK, M.E.J. 1996. Recovery of Turonian dinoflagellate cyst assemblages from the effects of the oceanic anoxic event at the end of the Cenomanian in the southern England. In: HART, M.B. (Ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. pp. 279–297. Geological Society Special Publication, Bath.
- FLOQUET, M. 1978. Nouvelles interprétations de la série du Picofrentes (province de Soria, Espagne): évolution verticale, variation horizontale, implications paléogéographiques. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **20**(5): 779–783.
- FLOQUET, M. 1991. La plate-forme nord-castillane du Crétacé Supérieur (Espagne). Arrière-pays ibérique de la marge passive basco-cantabrique. Sédimentations et vie. *Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon*, **14**: 1–925.
- FLOQUET, M. 1998. Outcrop cycle stratigraphy of shallow ramp deposits: The Late Cretaceous series on the Castilian Ramp (Northern Spain). In: DE GRACIANSKY, P.C., HARDENBOL, J., JAQUIN, T. & VAIL, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. pp. 343–360. Society of Economics, Paleontologists, and Mineralogists, Special Publication, Tulsa.
- FLOQUET, M. 2004. El Cretácico Superior de la Cuenca Vasco-Cantábrica y áreas adyacentes. In: VERA, J.A. (Ed.), *Geología de España*. pp. 299–306. Sociedad Geológica de España; Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.
- FLOQUET, M., ALONSO, A. & MELÉNDEZ, A. 1982. El Cretácico Superior de Cameros-Castilla. In: GARCÍA, A. (Ed.), *El Cretácico de España*. pp. 387–456. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain.
- FLÜGEL, E. 2004. Microfacies of carbonate rocks. Springer, Berlin, 976 p.
- FORSTER, A., KUYPERS, M.M.M., TURGEON, S.C., BRUMSACK, H.-J., PETRIZZO, M.R. & SINNINGHE DAMSTÉ, J.S. 2008. The Cenomanian/Turonian oceanic anoxic event in the South Atlantic: New insights from a geochemical study of DSDP Site 530A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **267**(3–4): 256–283.
- FOUCHER, J.C. 1971. Microfossiles des silex coniaciens de la falaise du Bois-de-Cise (Somme). *Cahiers de Micropaléontologie*, **8**: 1–13.
- FOUCHER, J.C. 1974. Microfossiles des silex du Turonien Supérieur de Ruyaulcourt (Pas-de-Calais). *Annales de Paléontologie (Invertébrés)*, **60**(1): 113–164.
- FOUCHER, J.C. 1976a. Les dinoflagellés des silex et la stratigraphie du Crétacé supérieur français. *Revue de Micropaléontologie*, **18**(4): 213–220.
- FOUCHER, J.C. 1976b. Microplancton des silex crétacés du Beauvais. *Cahiers de Micropaléontologie*, **2**: 3–28.
- FOUCHER, J.C. 1979a. Kystes de dinoflagellés et acritarches des craies cénomaniennes du cap Blanc-Nez (Pas-de-Calais): Inventaire et répartition stratigraphique. In: *VII^{ème} Réunion annuelle des Sciences de la Terre*. pp. 194+7 tables. Société Géologique de France, Lyon.
- FOUCHER, J.C. 1979b. Distribution stratigraphique des kystes de dinoflagellés et des acritarches dans le Crétacé supérieur du Bassin de Paris et de l'Europe septentrionale. *Palaeontographica Abteilung B*, **1979**(1–3): 78–105.
- FOUCHER, J.C. 1981. Kystes de Dinoflagellés du Crétacé Moyen Européen: Proposition d'une échelle biostratigraphique pour le Domaine Nord-occidental. *Cretaceous Research*, **2**(3–4): 331–338.
- FOUCHER, J.C. 1983a. Les dinokystes des craies campano-maastrichtiennes d'Halembaye (Belgique) et de Beutenaken (Pays-Bas). Inventaire et répartition stratigraphique. In: *VIII^{ème} Symposium de l'APLF*, Association des Palynologues de Langue Française, Paris.
- FOUCHER, J.C. 1983b. Distribution des kystes de Dinoflagellés dans le Crétacé moyen et supérieur du Bassin de Paris. *Cahiers de Micropaléontologie*, **4**: 23–41.
- FOUCHER, J.C. & TAUGOURDEAU, P. 1975. Microfossiles de l'Albo-Cénomanien de Wissant (Pas-de-Calais). *Cahiers de Micropaléontologie*, **1**: 4–30.
- FOUCHER, J.C. & ROBASZYSKI, F. 1977. Microplancton des silex du Bassin de Mons (Belgique) (dinoflagellés crétacés et daniens). *Annales de Paléontologie*, **63**(1): 19–58.
- FOUCHER, J.C. & MASURE, E. 1983. Conclusion au colloque sur les étages Coniacien à Maastrichtien

- :Échelles biostratigraphiques - Dinoflagellés. *Géologie Méditerranéenne*, **10**(3-4): 413-434 part.
- FOUCHER, J.C. & MONTEIL, E. 1998. Cretaceous biochronostratigraphy, dinoflagellate cysts. In: DE GRACIANSKY, P.-C., HARDENBOL, J. & JACQUIN, T. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. Chart 5. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication, Tulsa.
- FUNKHOUSER, J.W. & EVITT, W.R. 1959. Preparation techniques for acid-insoluble microfossils. *Micropaleontology*, **5**(3): 369-375.
- GALE, A.S. & CHRISTENSEN, W.K. 1996. Occurrence of the belemnite *Actinocamax plenus* in the Cenomanian of SE France and its significance. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **43**(1): 68-77.
- GALE, A.S., SMITH, A.B., MONKS, N.E.A., YOUNG, J.A., HOWARD, A., WRAY, D.S. & HUGGETT, J.M. 2000. Marine biodiversity through the Late Cenomanian-Early Turonian: palaeoceanographic controls and sequence stratigraphic biases. *Journal of the Geological Society of London*, **157**(4): 745-757.
- GARCÍA, A., GIMENEZ, R. & SEGURA, M. 1985. Un modelo para la etapa "Proto-Atlántica" del Cretácico medio en la Cordillera Ibérica suroccidental. *Estudios Geológicos*, **41**: 201-206.
- GARCÍA, A., SEGURA, M., CARENAS, B. & PÉREZ, P. 1989. Correcciones y equivalencias de las unidades litoestratigráficas del ciclo Albiense superior-Cenomaniense medio en la Cordillera Ibérica. In: ROBLES, S., GARCÍA-MONDÉJAR, J. & GARROTE, A. (Eds.), *Simposios y conferencias del XII Congreso Español de Sedimentología*. pp. 203-206, Bilbao.
- GIL, J. & GARCÍA, A. 1996. El Cretácico del borde meridional del Sistema Central: unidades litoestratigráficas y secuencias deposicionales. *Estudios Geológicos*, **52**(1-2): 37-49.
- GIL, J., CARENAS, B., SEGURA, M., GARCÍA HIDALGO, J.F. & GARCÍA, A. 2004. Revisión y correlación de las unidades litoestratigráficas del Cretácico Superior en la región central y oriental de España. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **17**(3-4): 249-266.
- GINER, J.-L., FARALDOS, J.A., & BOYER, G.L. 2003. Novel sterols of the toxic dinoflagellate *Karenia brevis* (Dinophyceae): a defensive function for unusual marine sterols? *Journal of Phycology*, **39**(2): 315-319.
- GITMEZ, G.U. 1970. Dinoflagellate cysts and acritarchs from the basal Kimmeridgian (Upper Jurassic) of England, Scotland and France. *Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology)*, **18**(7): 231-331.
- GOCHT, H. 1959. Mikroplankton aus dem nordwestdeutschen Neokom. (Teil II). *Paläontologische Zeitschrift*, **33**: 50-89.
- GODHE, A., NORÉN, F., KUYLENSTIERNA, M., EKBERG, C. & KARLSON, B. 2001. Relationship between planktonic dinoflagellate abundance, cysts recovered in sediment traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. *Journal of Plankton Research*, **23**(9): 923-938.
- GÓMEZ, F. 2005. A list of dinoflagellates in the world's oceans. *Acta Botanica Croatica*, **64**: 129-212.
- GÓMEZ, F. 2007. Diversidad y biogeografía de dinoflagelados marinos. Notas en la taxonomía de algunos de los grupos menos conocidos, Unpublished PhD Thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 1-375 p.
- GOODMAN, D.K. 1987. Dinoflagellate cysts in ancient and modern sediments. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The Biology of Dinoflagellates*. pp. 649-722. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GÓRKA, H. 1963. Coccolithophoridés, dinoflagellés, hystrichosphaeridés et microfossiles incertae sedis du Crétacé Supérieur de Pologne. *Acta Palaeontologica Polonica*, **8**: 1-83.
- GÖTZ, A.E., FEIST-BURKHARDT, S. & RUCKWIED, K. 2008. Palynofacies and sea-level changes in the Upper Cretaceous of the Vocontian Basin, southeast France. *Cretaceous Research*, **29**(5-6): 1047-1057.
- GOURRET, M.P. 1883. Sur les Péridiniens du Golfe de Marseille. *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille*, **8**: 1-37.
- GRÄFE, K.-U. & WIEDMANN, J. 1998. Sequence stratigraphy on a carbonate ramp: The Late Cretaceous Basco-Cantabrian Basin (Northern Spain). In: DE GRACIANSKY, P.C., HARDENBOL, J., JACQUIN, T. & VAIL, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. pp. 333-341. Society of Economics, Paleontologists, and Mineralogists, Special Publication, Tulsa.
- GUASTI, E., KOUWENHOVEN, T.J., BRINKHUIS, H. & SPEIJER, R.P. 2005. Paleocene sea-level and productivity changes at the southern Tethyan margin (El Kef, Tunisia). *Marine Micropaleontology*, **55**(1-2): 1-17.
- GUERREIRO, C., CACHÁO, M. & DRAGO, T. 2005. Calcareous nannoplankton as a tracer of the marine

- influence on the NW coast of Portugal over the last 14 000 years. *Journal of Nannoplankton Research*, **27**(2): 159–172.
- HABIB, D. 1972. Dinoflagellate stratigraphy LEG 11, Deep Sea Drilling Project. In: HOLLISTER, C.D. *et al.* (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 367–425. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- HABIB, D. 1976. Neocomian dinoflagellate zonation in the western North Atlantic. *Micropalaeontology*, **21**(4): 373–392.
- HABIB, D. 1977. Comparison of Lower and middle Cretaceous palynostratigraphic zonations in the Western North Atlantic. In: SWAIN, F.M. (Ed.), *Stratigraphic micropaleontology of Atlantic Basin and borderlands*. pp. 341–392. Elsevier, Amsterdam.
- HABIB, D. & DRUGG, W.S. 1987. Palynology of sites 603 and 605 and LEG 93. In: VAN HINTE, J.E., WISE, S.W. *et al.* (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 751–775. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- HABIB, D. & MILLER, J.A. 1989. Dinoflagellate species and organic facies evidence of marine transgression and regression in the Atlantic Coastal Plain. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, **74**(1–2): 23–47.
- HABIB, D., MOSHKOVITZ, S. & KRAMER, C. 1992. Dinoflagellate and calcareous nannofossil response to sea-level change in Cretaceous-Tertiary boundary sections. *Geology*, **20**(2): 165–168.
- HAECKEL, E. 1894. Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte, I. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Reimer, Berlin, XV+400 p.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, **4**(1): 9.
- HANSEN, J.M. 1977. Dinoflagellate stratigraphy and echinoid distribution in Upper Maastrichtian and Danian deposits from Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, **26**: 1–26.
- HAQ, B., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235**(4793): 1156–1166.
- HAQ, B., HARDENBOL, J. & VAIL, P.R. 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. In: WILGUS, C.K., HASTINGS, B.S., ROSS, C.A., POSAMENTIER, H.W., VAN WAGONER, J. & KENDALL, G.S.C. (Eds.), *Sea-level Changes: An Integrated Approach*. pp. 71–105. Society of Economic Palaeontologists and Mineralogists Special Publication, Tulsa.
- HARDENBOL, J. & ROBASZYNSKI, F. 1998. Introduction to the Upper Cretaceous. In: DE GRACIANSKY, P.C., HARDENBOL, J., JAQUIN, T. & VAIL, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. pp. 329–332. Society of Economics, Paleontologists, and Mineralogists, Special publication, Tulsa.
- HARDING, I.C. 1990a. *Palaeoperidinium cretaceum*: a brackish-water peridiniinean dinoflagellate from the Early Cretaceous. *Palaeontology*, **33**: 35–48.
- HARDING, I.C. 1990b. A dinocyst calibration of the European Boreal Barremian. *Palaeontographica Abteilung B*, **218**(1–3): 1–76.
- HARKER, S.D., SARJEANT, W.A.S. & CALDWELL, W.G.E. 1990. Late Cretaceous (Campanian) organic-walled microplankton from the interior plains of Canada, Wyoming and Texas: biostratigraphy, palaeontology and palaeoenvironmental interpretation. *Palaeontographica Abteilung B*, **219**(1–6): 1–243.
- HARLAND, R. 1973. Dinoflagellate cysts and acritarchs from the Bearpaw Formation (upper Campanian) of southern Alberta, Canada. *Palaeontology*, **16**(4): 665–706.
- HARLAND, R. & PUDSEY, C.J. 1999. Dinoflagellate cysts from sediment traps deployed in the Bellingshausen, Weddell and Scotia seas, Antarctica. *Marine Micropaleontology*, **37**(2): 77–99.
- HARRIS, A.J. & TOCHER, B.A. 2003. Palaeoenvironmental analysis of Late Cretaceous dinoflagellate cyst assemblages using high-resolution sample correlation from the Western Interior Basin, USA. *Marine Micropaleontology*, **48**(1–2): 127–148.
- HART, M.B. 1996. Recovery of the food chain after the Late Cenomanian extinction event. In: HART, M.B. (Ed.), *Biotic Recovery from Mass Extinction Events*. pp. 265–277. Geological Society Special Publication, Bath.
- HART, M.B., DODSWORTH, P., DITCHFIELD, P.W., DUANE, A.M. & ORTH, C.J. 1991. The Late Cenomanian

- event in eastern England. *Historical Biology*, 5: 339–354.
- HART, M.B., DODSWORTH, P. & DUANE, A.M. 1993. The Late Cenomanian event in Eastern England II. *Cretaceous Research*, 14(4–5): 495–508.
- HASENBOEHLER, B. 1981. Étude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomanien du "Bassin Occidental Portugais" au Sud de l'accident de Nazaré (province d'Estremadura, Portugal). Unpublished Ph.D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 349 p.
- HAY, W.W. 1995. Cretaceous palaeoceanography. *Geologia Carpathia*, 46(5): 257–266.
- HAY, W.W., DeCONTO, R.M., WOLD, C.N., WILSON, K.M., VOIGT, S., SCHULZ, M., WOLD-ROSSBY, A., DULLO, W.-C., RONOV, A.B., BALUKHOVSKY, A.N. & SÖDING, E. 1999. Alternative global Cretaceous paleogeography. In: BARRERA, E. & JOHNSON, C.C. (Eds.), *Evolution of the Cretaceous Ocean-Climate System*. pp. 1–47. Geological Society of America Special Paper 332, Boulder, Colorado.
- HAYEK, L.-A.C. & BUZAS, M.A. 1997. Surveying natural populations. Columbia University Press, New York, 590 p.
- HE, C. & LI, P. 1981. Late Oligocene dinoflagellates and acritarchs from the North Continental Shelf of the South China Sea. In: HOU Y. (Ed.), *Tertiary Palaeontology of the North Continental Shelf of the South China Sea*. pp. 59–72. Guangdong Science and Technology Press, Guangzhou.
- HEAD, M. 1996. Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*. pp. 1197–1248. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- HEILMANN-CLAUSEN, C. 1987. Lower Cretaceous dinoflagellate biostratigraphy in the Danish Central Trough. *Danmarks Geologiske Undersøgelse Serie A*, 17: 1–89.
- HEIMHOFER, U. 2004. Response of terrestrial palaeoenvironments to past changes in climate and carbon-cycling: Insights from palynology and stable isotope geochemistry. Unpublished PhD Thesis, Swiss Federal Institute of Technology Zurich, Zurich, Switzerland, 169 p.
- HEIMHOFER, U., ADATTE, T., HOCHULI, P.A., BURLA, S. & WEISSERT, H. 2007. Coastal sediments from the Algarve: low-latitude climate archive for the Aptian-Albian *International Journal Earth Sciences (Geologische Rundschau)*, doi: 10.1007/s00531-007-0186-y, 785–797.
- HEISECKE, A.M. 1970. Microplankton de la Formación Roca de la Provincia de Neuquén. *Ameghiniana*, 7(3): 225–263.
- HELBY, R. 1987. *Muderongia* and related dinoflagellates of the latest Jurassic to Early Cretaceous of Australia. In: JELL, P.A. (Ed.), *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, 4: 297–333.
- HELENES, J. 1984. Morphological analyses of Mesozoic-Cenozoic *Cribroperidinium* (Dinophyceae), and taxonomic implications. *Palynology*, 8: 107–137.
- HERBIN, J.P., MAGNIEZ, F., MÜLLER, C. & DE GRACIANSKY, P.C. 1986a. Mesozoic organic rich sediments in the South Atlantic: distribution in time and space. In: DEGENS, E.T., MEYERS, P.A. & BRASSELL, S.C. (Eds.), *Biogeochemistry of Black Shales*. pp. 71–97. Mitteilungen der Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, Hamburg.
- HERBIN, J.P., L., M., MÜLLER, C., GOMEZ, R., THUROW, J. & WIEDMANN, J. 1986b. Organic-rich sedimentation at the Cenomanian-Turonian boundary in oceanic and coastal basins in the North Atlantic and Tethys. In: SUMMERHAYES, C.P. & SHACKELTON, N.J. (Eds.), *North Atlantic Palaeoceanography. Geological Society of London, Special Publications*, 21: 398–422.
- HERMAN, A.B., & SPICER, R.A. 1996. Palaeobotanical evidence for a warm Cretaceous Arctic Ocean. *Nature*, 380(6572): 330–333.
- HERNGREEN, G.F.W. 1978. A preliminary dinoflagellate zonation of Aptian-Cenomanian in the Netherlands. *Palinología, Extraordinario* 1: 273–381.
- HERNGREEN, G.F.W. 1980. Dinoflagellates of the Cenomanian Arenero de Xixun Section near Oviedo, Spain. *Revista Española de Micropaleontología*, 12(1): 23–26.
- HETZEL, A., MÄRZ, C., VOGT, C. & BRUMSACK, H.-J. 2011. Geochemical environment of Cenomanian - Turonian black shale deposition at Wunstorf (northern Germany). *Cretaceous Research*, 32(4): 480–494.
- HOEDEMAEKER, P.J. & LEEREVELD, H. 1995. Biostratigraphy and sequence stratigraphy of the Berriasian-lowest Aptian (Lower Cretaceous) of the Río Argos succession, Caravaca, SE Spain. *Cretaceous Research*, 16(2–3): 195–230.
- HOFMANN, C.-C. & ZETTER, R. 2007. Upper Cretaceous pollen flora from the Vilui Basin, Siberia:

- Circumpolar and endemic *Aquilapollenites*, *Mancicorpus* and *Azonia* species. *Grana*, **46**(4): 227–249.
- HOLZWARTH, U., ESPER, O. & ZONNEVELD, K.A.F. 2007. Distribution of organic-walled dinoflagellate cysts in shelf surface sediments of the Benguela upwelling system in relationship to environmental conditions. *Marine Micropaleontology*, **64**(1–2): 91–119.
- HOLZWARTH, U., ESPER, O. & ZONNEVELD, K.A.F. 2010. Organic-walled dinoflagellate cysts as indicators of oceanographic conditions and terrigenous input in the NW African upwelling region. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **159**(1–2): 35–55.
- HUBER, B.T., HODELL, D.A. & HAMILTON, C.P. 1995. Middle-Late Cretaceous climate of the southern high latitudes: Stable isotopic evidence for minimal equator-to-pole thermal gradients. *Geological Society of America Bulletin*, **107**(10): 1164–1191.
- HUBER, B.T., LECKIE, D.A., NORRIS, R.D., BRALOWER, T.J. & COBABE, E. 1999. Foraminiferal assemblage and stable isotopic change across the Cenomanian-Turonian boundary in the subtropical North Atlantic. *Journal of Foraminiferal Research*, **29**(4): 392–417.
- HULTBERG, S.U. & MALMGREN, B.A. 1985. Quantitative biostratigraphy based on Upper Maastrichtian dinoflagellates and planktonic foraminifera from southern Scandinavia. In: HULTBERG, S.U. (Ed.), *Dinoflagellate Studies of the Upper Maastrichtian and Danian in Southern Scandinavia*. pp. 33–55. Department of Geology, University of Stockholm, Stockholm.
- HULTBERG, S.U. & MALMGREN, B.A. 1986. Dinoflagellate and planktonic foraminiferal paleobathymetrical indices in the Boreal uppermost Cretaceous. *Micropaleontology*, **32**(4): 316–323.
- HUNT, C.O. 1987. Dinoflagellate cyst and acritarch assemblages in shallow-marine and marginal-marine carbonates, the Portland Sand Portland Stone and Purbeck Formations (Upper Jurassic/Lower Cretaceous) of southern England and Northern France. In: HART, M.B. (Ed.), *The micropalaeontology of carbonate environments*. pp. 208–225. British Micropalaeontological Society Series, Ellis Horwood, Chichester.
- IAKOVLEVA, A.I., CAVAGNETTO, C. & ROUSSEAU, D.-D. 2000. Paleocene-Eocene Dinoflagellate Cysts and Continental Palynomorphs from Borehole No. 4 (Vasugan Basin, Central Western Siberia). *Palynology*, **24**: 187–200.
- IBRAHIM, M.I.A. 2002. Late Albian-Middle Cenomanian palynofacies and palynostratigraphy, Abu Gharadig-5 well, Western Desert, Egypt. *Cretaceous Research*, **23**(6): 775–788.
- IOANNIDES, N.S. 1986. Dinoflagellate cysts from Upper Cretaceous-Lower Tertiary sections, Bylot and Devon Islands, Arctic Archipelago. *Bulletin of the Geological Survey of Canada*, **371**: 1–99.
- IOANNIDES, N.S., STAVRINOS, G.N. & DOWNIE, C. 1977. Kimmeridgian Microplankton from Clavell's Hard, Dorset, England. *Micropaleontology*, **22**(4): 443–478.
- ISLAM, M.A. 1983. Dinoflagellate cyst taxonomy and biostratigraphy of the Eocene Bracklesham Group in southern England. *Micropaleontology*, **29**(3): 328–353.
- ISLAM, M.A. 1993. Review of the fossil dinoflagellate *Cleistosphaeridium*. *Revista Española de Micropaleontología*, **25**: 81–94.
- JAN DU CHÊNE, R., STOVER, L.E. & DE CONINCK, J. 1985. New observations on the dinoflagellate cyst genus *Kallosphaeridium* de Coninck, 1969. *Cahiers de Micropaléontologie*, **4**: 1–18.
- JANSONIUS, J. 1986. Reexamination of Mesozoic Canadian dinoflagellate cysts published by S. A. J. POCKOCK (1962, 1972). *Palynology*, **10**: 201–223.
- JARAMILLO, C.A. & OBOH-IKUENOBE, F.E. 1999. Sequence stratigraphic interpretations from palynofacies, dinocyst and lithological data of Upper Eocene-Lower Oligocene strata in Southern Mississippi and Alabama, U.S. Gulf Coast. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **145**(4): 259–302.
- JARVIS, I., CARSON, G.A., HART, M.B., LEARY, P.N. & TOCHER, B.A. 1988a. The Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) anoxic event in SW England: evidence from Hooken Cliffs near Beer, SE Devon. *Newsletters on Stratigraphy*, **18**(3): 147–164.
- JARVIS, I., CARSON, G.A., COOPER, M.K.E., HART, M.B., LEARY, P.N., TOCHER, B.A., HORNE, D. & ROSENFELD, A. 1988b. Microfossil assemblages and the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) oceanic anoxic event. *Cretaceous Research*, **9**(1): 3–103.
- JEANS, C.V., LONG, D., HALL, M.A., BLAND, D.J. & CORNFORD, C. 1991. The geochemistry of the Plenus Marls at Dover, England: evidence of fluctuating oceanographic conditions and of glacial control during the development of the Cenomanian-Turonian $\delta^{13}\text{C}$ anomaly. *Geological Magazine*, **128**(6): 603–632.

- JIABO. 1978. On the Paleogene Dinoflagellates and Acritarchs from the Coastal Region of Bohai. Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Academia Sinica, Nanjing, 190 p.
- KENNEDY, W.J., WALASZCZYK, I. & COBBAN, W.A. 2005. The Global Boundary Stratotype Section and Point for the base of the Turonian Stage of the Cretaceous: Pueblo, Colorado, U.S.A. *Episodes*, **28**(2): 93–104.
- KIRSCH, K.H. 1991. Dinoflagellatenzsten aus der Oberkreide des Helvetikums und Nordultrahelvetikums von Oberbayern. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A*, **22**: 1–306.
- KLEMENT, K.W. 1957. Revision der Gattungszugehörigkeit einiger in die Gattung *Gymnodinium* Stein eingestufte Arten jurassischer Dinoflagellaten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **9**: 408–410.
- KOFOID, C.A. 1907a. New species of dinoflagellates. *Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Bulletin*, **50**: 163–207.
- KOFOID, C.A. 1907b. Dinoflagellata of the San Diego region. III. Descriptions of new species. *University of California Publications in Zoology*, **3**(13): 299–340.
- KOFOID, C.A. 1907c. The plates of *Ceratium* with a note on the unity of the genus. *Zoologischer Anzeiger*, **32**(7): 177–183.
- KOFOID, C.A. 1909. On *Peridinium steini* Jörgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Archiv für Protistenkunde*, **16**: 25–47.
- KOFOID, C.A. 1920. A new morphological interpretation of the structure of *Noctiluca*, and its bearing on the status of the Cystoflagellata (Haeckel). *University of California Publications in Zoology*, **19**(10): 317–334.
- KOFOID, C.A. & MICHENER, J.R. 1911. New genera and species of dinoflagellates. *Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Bulletin*, **54**(7): 267–302.
- KOFOID, C.A. & SWEZY, O. 1921. The free-living unarmored Dinoflagellata. *University of California, Memoirs*, **5**: 1–562.
- KOLONIC, S., WAGNER, T., ASTRID, F., SINNINGHE DAMSTÉ, J.S., WALSWORTH-BELL, B., ERBA, E., TURGEON, S., BRUMSACK, H.-J., CHELLAI, E.H., TSIKOS, H., KUHN, W. & KUYPERS, M.M.M. 2005. Black shale deposition on the northwest African Shelf during the Cenomanian/Turonian oceanic anoxic event: Climate coupling and global organic carbon burial. *Paleoceanography*, doi: 10.1029/2003PA000950.
- KÖTHE, A. 1990. Paleogene dinoflagellates from northwest Germany - biostratigraphy and paleoenvironment. *Geologisches Jahrbuch, Reihe A*, **118**: 3–111.
- KOVACH, W.L. 1989. Comparisons of multivariate analytical techniques for use in Pre-Quaternary plant paleoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **60**(3–4): 255–282.
- KUENTZ, A. 2009. Dynamiques actuelle et holocène de la Puna (Andes sèches du Pérou) à partir des observations de terrain, de la cartographie (SIG) et de la palynologie (Région du Nevado Coropuna). Unpublished PhD Thesis, Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, Clermont-Ferrand, France, 261 p.
- KUHNT, W., THUROW, J., WIEDMANN, J. & HERBIN, J.P. 1986. Oceanic anoxic conditions around the Cenomanian/Turonian boundary and the response of the biota. In: DEGENS, E.T., MEYERS, P.A. & BRASSELL, S.C. (Eds.), *Biogeochemistry of Black Shales*. pp. 205–246. Mitteilungen der Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Hamburg, Hamburg.
- KUHNT, W., HERBIN, J.P., THUROW, J. & WIEDMANN, J. 1990. Distribution of Cenomanian-Turonian organic facies in the western Mediterranean and along the adjacent Atlantic margin. In: HUC, A.Y. (Ed.), *Deposition of Organic Facies*. American Association of Petroleum Geologists, *Studies in Geology*, **50**: 133–160.
- KUYPERS, M.M.M., PANCOST, R.D., NIJENHUIS, I.A. & SINNINGHE DAMSTÉ, J.S. 2002. Enhanced productivity led to increased organic carbon burial in the euxinic North Atlantic basin during the late Cenomanian oceanic anoxic event. *Paleoceanography*, doi: 10.1029/2000PA000569.
- LAMOLDA, M.A. & MAO, S. 1999. The Cenomanian-Turonian boundary event and dinocyst record at Ganuza (northern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **150**(1–2): 65–82.
- LANZA ESPINO, G., CÁCERES MARTÍNEZ, C., ADAME MARTÍNEZ, S. & HERNÁNDEZ PULIDO, S. 1999. Diccionario de Hidrología y ciencias afines. Plaza y Valdés, Mexico, 287 p.
- LARSEN, J. & SOURNIA, A. 1991. The diversity of heterotrophic dinoflagellate. In: PATTERSON, D.J. &

- LARSEN, J. (Eds.), *The biology of free-living heterotrophic dinoflagellates*. pp. 313–332. Clarendon Press, Oxford.
- LARSEN, J., KUOSA, H., IKÄVALKO, J., KIVI, K. & HÄLLFORS, S. 1995. A redescription of *Scrippsiella hangoei* (SCHILLER) comb. nov. - a "red tide" dinoflagellate from the Northern Baltic. *Phycologia*, **34**(2): 135–144.
- LAWRENCE, D.R. 1968. Taphonomy and information losses in fossil communities. *Bulletin of the American Geological Society*, **79**(10): 1315–1330.
- LEARY, P.N., CARSON, G.A., COOPER, M.K.E., HART, M.B., HORNE, D., JARVIS, I., ROSENFELD, A. & TOCHER, B.A. 1989. The biotic response to the late Cenomanian oceanic anoxic event; evidence from Dover, SE England. *Journal of the Geological Society London*, **146**(2): 311–317.
- LEBRETON, V., MESSEGER, E., MARQUER, L. & RENAULT-MISKOVSKY, J. 2010. A neotaphonomic experiment in pollen oxidation and its implications for archaeopalynology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**(1): 29–38.
- LECKIE, R.M., BRALOWER, T.J. & CASHMAN, R. 2002. Oceanic anoxic events and plankton evolution: biotic response to tectonic forcing during the mid-Cretaceous. *Paleoceanography*, doi: 10.1029/2001PA000623.
- LEEREVELD, H. 1995. Dinoflagellate cysts from the Lower Cretaceous Rio Argos succession (SE Spain). LPP Foundation, Utrecht, 175 p.
- LEEREVELD, H. 1997a. Upper Tithonian-Valanginian (Upper Jurassic-Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean. *Cretaceous Research*, **18**(3): 385–420.
- LEEREVELD, H. 1997b. Hauterivian-Barremian (Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean. *Cretaceous Research*, **18**(3): 421–456.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, 853 p.
- LEJEUNE-CARPENTIER, M. 1940. L'étude microscopique des silex. Systématique et morphologie des "Tubifères". *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **63**(5): B216–B236.
- LEJEUNE-CARPENTIER, M. & SARJEANT, W.A.S. 1981. Restudy of some larger dinoflagellate cysts and an acritarch from the Upper Cretaceous of Belgium and Germany. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, **104**: 1–39.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. 1973. Fossil dinoflagellates: index to genera and species. *Geological Survey of Canada, Paper*, **73-42**: 1–176.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. 1976. A Monograph of fossil peridinoid dinoflagellate cysts. *Bedford Institute of Oceanography, Report Series*, **BI-R-75-16**: 1–237.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. 1980. Dinoflagellate provincialism with emphasis on Campanian peridiniaceans. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, **7**: 1–47.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. 1981. Fossil dinoflagellates: index to genera and species, 1981 edition. *Bedford Institute of Oceanography, Report Series*, **BI-R-81-12**: 1–345.
- LENTIN, J.K. & WILLIAMS, G.L. 1989. Fossil dinoflagellates: index to genera and species, 1989 edition. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, **20**: 1–473.
- LENTIN, J.K. & VOZZHENNIKOVA, T.F. 1990. Fossil dinoflagellates from the Jurassic, Cretaceous and Paleogene deposits of the USSR a re-study. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, **23**: 1–221.
- LEWIS, J., DODGE, J. & POWELL, A. 1990. Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686B, ODP Leg 112. In: SUESS, E., VON HUENE, R., *et al.* (Eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. pp. 297–322. Texas & A.M. University, College Station.
- LEWIS, J., ROCHON, A. & HARDING, I.C. 1999. Preliminary observations of cyst-theca relationships in *Spiniferites ramosus* and *Spiniferites membranaceus* (Dinophyceae). *Grana*, **38**(2–3): 113–124.
- LI, H. & HABIB, D. 1996. Dinoflagellate stratigraphy and its response to sea level change in Cenomanian-Turonian sections of the Western Interior of the United States *Palaaios*, **11**(1): 15–30.
- LIGNUM, J. 2008. Cenomanian (Upper Cretaceous) palynology and chemostratigraphy: dinoflagellate cysts as indicators of palaeoenvironmental and sea-level Change. Unpublished PhD Thesis, Kingston University London, Kingston upon Thames, 582 p.
- LIGNUM, J., JARVIS, I. & PEARCE, M.A. 2008. A critical assessment of standard processing methods for the preparation of palynological samples. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **149**(3–4): 133–149.

- LINDEMANN, E. 1928. Abteilung Peridineae (Dinoflagellatae). In: ENGLER, A. & PRANTL, K. (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen. Zweite stark vermehrte und verbesserte Auflage herausgegeben von A. Engler. 2 Band.* pp. 3–104. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- LISTER, J.K. & BATTEN, D.J. 1988. Stratigraphic and palaeoenvironmental distribution of Early Cretaceous dinoflagellate cysts in the Hurlands Farm Borehole, West Sussex, England. *Palaeontographica Abteilung B*, **210**(1–3): 8–89.
- LOEBLICH, A.R. JR. & LOEBLICH, A.R. III. 1966. Index to the genera, subgenera, and sections of the Pyrrophyta. *Studies in Tropical Oceanography*, **3**: 1–94.
- LONGDEIX, L. 1990. La distribution des kystes de dinoflagellés dans les sédiments hémipélagiques (Ardèche) et pélagiques (Arc de Castellane, SE de la France) en domaine vocontien du Valanginian terminal au Barremien inférieur. Biostratigraphie et relation avec la stratigraphie séquentielle. Unpublished PhD Thesis, Université de Bordeaux, Bordeaux, 324 + 279 p.
- LOVEJOY, C., BOWMAN, J.P. & HALLEGRAEFF, G.M. 1998. Algicidal effects of a novel marine *Pseudoalteromonas* isolate (class Proteobacteria, Gamma Subdivision) on harmful algal bloom species of the genera *Chattonella*, *Gymnodinium*, and *Heterosigma*. *Applied and Environmental Microbiology*, **64**(8): 2806–2813.
- LUCAS-CLARK, J. 1987. *Wigginsiella* n. gen., *Spongodinium*, and *Apteodinium* as members of the Aptiana-Ventriosum Complex (fossil Dinophyceae). *Palynology*, **11**: 155–184.
- MAGURRAN, A.E. 2003. Measuring biological diversity. pp. 256. Blackwell Publishing, Oxford.
- MAHMOUD, M.S. & MOAWAD, A.-R.M.M. 2000. Jurassic-Cretaceous (Bathonian to Cenomanian) palynology and stratigraphy of the west Tiba-1 Borehole, northern Western Desert, Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, **30**(2): 401–416.
- MAHMOUD, M.S. & MOAWAD, A.-R.M.M. 2002. Cretaceous palynology of the Sanhur-IX Borehole, Northwestern Egypt. *Revista Española de Micropaleontología*, **34**(2): 129–143.
- MAIER, D. 1959. Planktonuntersuchungen in tertiären und quartären marinen Sedimenten. Ein Beitrag zur Systematik, Stratigraphie und Ökologie der Coccolithophoridae, Dinoflagellaten und Hystrichosphaerideen vom Oligozän bis zum Pleistozän. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **107**(3): 278–340.
- MANTELL, G.A. 1850. A pictorial atlas of fossil remains consisting of coloured illustrations selected from Parkinson's "Organic remains of a former world", and Artis's "Antediluvian Phytology". Henry G. Bohn, London, 207 p.
- MANTELL, G.A. 1854. The medals of creation; or, first lessons in geology and the study of organic remains; second edition. Henry G., Bohn, London, 930 p.
- MANUM, S. & COOKSON, I.C. 1964. Cretaceous microplankton in a sample from Graham Island, Arctic Canada, collected during the second "Fram"-Expedition (1898–1902). With notes on microplankton from the Hassel Formation, Ellef Ringnes Island. *Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse, Skrifter, Ny Serie*, **17**: 1–36.
- MAO, S. & NORRIS, G. 1988. Late Cretaceous - early Tertiary dinoflagellates and acritarchs from the Kashi area, Tarim Basin, Xinjiang Province, China. *Royal Ontario Museum, Life Sciences Division, Contributions*, **150**: 1–93.
- MAO, S. & MOHR, B.A.R. 1992. Late Cretaceous dinoflagellate cysts (?Santonian–Maestrichtian) from the southern Indian Ocean (Hole 748C). In: WISE, S.W.J., SCHLICH, R. et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. pp. 307–341, Texas A&M University, College Station.
- MAO S., & LAMOLDA, M.A. 1998. Quistes de dinoflagelados del Cenomaniense Superior y Turoniense Inferior de Ganuza, Navarra. Paleontología sistemática. *Revista Española de Paleontología*, **13**(2): 261–286.
- MAO S., & LAMOLDA, M.A. 1999. Quistes de Dinoflagelados del Cenomaniense superior y Turoniense inferior de Ganuza, Navarra. II- Bioestratigrafía. *Revista Española de Paleontología, Extraordinario*: 195–203.
- MARGALEF, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in unstable environment. *Oceanologica Acta*, **1**(4): 493–509.
- MARHEINECKE, U. 1992. Monographie der Dinozysten, Acritarcha und Chlorophyta des Maastrichtium von Hemmoor (Niedersachsen). *Palaeontographica, Abteilung B*, **227**(1–6): 1–173.

- MARRET, F. 1993. Les effets de l'acétolyse sur les assemblages des kystes de dinoflagellés. *Palynoscience*, **2**: 267–272.
- MARRET, F. & ZONNEVELD, K.A.F. 2003. Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **125**(1–2): 1–200.
- MARSHALL, K.L. 1983. Dinoflagellate cysts from the Cenomanian, Turonian and Coniacian of Germany and England. Unpublished PhD Thesis, University of Aberdeen, 211 p.
- MARSHALL, K.L. & BATTEN, D.J. 1988. Dinoflagellate cyst associations in Cenomanian-Turonian “Black Shale” sequences of northern Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **54**(1–2): 85–103.
- MARTÍN-CHIVELET, J., BERÁSTEGUI, X., ROSALES, I., VILAS, L., VERA, J.A., CAUS, E., GRÄFE, K.-U., MAS, R., PUIG, C., SEGURA, M., ROBLES, S., FLOQUET, M., QUESADA, S., RUIZ-ORITZ, P.A., FREGENAL-MARTÍNEZ, M.A., SALAS, R., ARIAS, C., GARCÍA, A., MARTÍN ALGARRA, A., MELÉNDEZ, M.N., CHACÓN, B., MOLINA, J.M., SANZ, J.L., CASTRO, J.M., GARCÍA-HERNÁNDEZ, M., CARENAS, B., GARCÍA-HIDALGO, J., GIL, J. & ORTEGA, F. 2002. Cretaceous. In: GIBBONS, W. & MORENO, T. (Eds.), *The Geology of Spain*. pp. 255–292. Geological Society, London.
- MASURE, E. 1984. L'indice de diversité et les dominances des “communautes” de kystes de dinoflagellés : marqueurs bathyrnetriques : forages 398D. croisière 47B. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **26**(1): 93–111.
- MASURE, E. 1988. Albian-Cenomanian dinoflagellate cysts from Sites 627 and 635, Leg 101. Bahamas. In: AUSTIN JR, J.A., SCHLAGER, W. et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, pp. 121–138. Texas & A.M. University, College Station.
- MATTHIESSEN, J., DE VERNAL, A., HEAD, M.J., OKOLODKOV, Y., ZONNEVELD, K.A.F. & HARLAND, R. 2005. Modern organic-walled dinoflagellate cysts in Arctic marine environments and their (paleo-) environmental significance *Paläontologische Zeitschrift*, **79**(1): 3–51.
- MAY, F.E. 1980. Dinoflagellate cysts of the Gymnodiniaceae, Peridiniaceae, and Gonyaulacaceae from the Upper Cretaceous Monmouth Group, Atlantic Highlands, New Jersey. *Palaeontographica Abteilung B*, **172**(1–4): 10–116.
- MCINTOSH, R.P. 1967. An index of diversity and the relation of certain concepts to diversity. *Ecology*, **48**(3): 392–404.
- McMINN, A. 1991. Recent dinoflagellate cysts from estuaries on the central coast of New South Wales, Australia. *Micropaleontology*, **37**(3): 269–287.
- MEHROTRA, N.C., & SINHA, A.K. 1981. Further studies on microplankton from the Sangchamalla Formation (Upper Flysch) of Malla Johar area in the Tethyan zone of higher Kumaun Himalaya. In: SINHA, A.K. (Ed.), *Contemporary Geoscientific Researches in Himalaya*. pp. 151–160. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehra Dun.
- MEHROTRA, N.C., & SARJEANT, W.A.S. 1984. Archeopyle type in the dinoflagellate cyst genus *Imbatodinium*: Some new observations. *Micropaleontology*, **30**(2): 213–222.
- MELÉNDEZ, F. 1971. Estudio geológico de la Serranía de Cuenca en relación a sus posibilidades petrolíferas. *Publicaciones de la Facultad de Ciencias de la Universidad Complutense de Madrid*, **A**, **153-154**: 1-245.
- MELÉNDEZ-HEVIA, I. 1984. Ammonoidea del Cenomaniense Superior y Turoniense en el borde sur del Sistema Central, entre Tamajón y Somolinos (Guadalajara). Unpublished Graduate Thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 175 p.
- MERRILL, J.A. 1895. Fossil sponges of the flint nodules in the Lower Cretaceous of Texas. *Museum of Comparative Zoology, Harvard College, Bulletin (Geology Series III)*, **28**(1): 1–26.
- MERTENS, K.N., RIBEIRO, S., BOUIMETARHAN, I., CANER, H., COMBOURIEU-NEBOUT, N., DALE, B., DE VERNAL, A., ELLEGAARD, M., FILIPOVA, M., GODHE, A., GOUBERT, E., GRØSFJELD, K., HOLZWARTH, U., KOTTHOFF, U., LEROY, S.A.G., LONDEIX, L., MARRET, F., MATSUOKA, K., MUDIE, P.J., NAUDTS, L., PEÑA-MANJARREZ, J.L., PERSSON, A., POPESCU, S.-M., POSPELOVA, V., SANGIORGI, F., VAN DERMEER, M.T.J., VINK, A., ZONNEVELD, K.A.F., VERCAUTEREN, D., VLASSENBOECK, V. & LOUWYE, S. 2009a. Process length variation in cysts of a dinoflagellate, *Lingulodinium machaerophorum*, in surface sediments investigating its potential as salinity proxy. *Marine Micropaleontology*, **70**(1–2): 54–69.
- MERTENS, K.N., VERHOEVEN, K., VERLEYE, T., LOUWYE, S., AMORIM, A., RIBEIRO, S., DEAF, A.S., HARDING, I.C., DE SCHEPPER, S., GONZÁLEZ, C., KODRANS-NSIAH, M., DE VERNAL, A., HENRY, M., RADI, T., DYBKJÆR, K., POULSEN, N.E., FEIST-BURKHARDT, S., CHITOLIE, J., HELMANN-CLAUSEN, C., LONDEIX, L., TURON, J.-L., MARRET, F., MATTHIESSEN, J., MCCARTHY, F.M.G., PRASAD, V.,

- POSPELOVA, V., KYFFIN HUGHES, J.E., RIDING, J.B., ROCHON, A., SANGIORGI, F., WELTERS, N., SINCLAIR, N., THUN, C., SOLIMAN, A., VAN NIEUWENHOVE, N., VINK, A. & YOUNG, M. 2009b. Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: The *Lycopodium* marker-grain method put to the test. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **157**(3–4): 238–252.
- MILLIOUD, M.E. 1969. Dinoflagellates and acritarchs from some western European Lower Cretaceous type localities. In: BRÖNNIMANN, P. & RENZ, H.H. (Eds.), *1st International Conference on Planktonic Microfossils*, pp. 420–434. E.J. Brill, Geneva.
- MOLDOWAN, J.M., DAHL, J., JACOBSON, S.R., HUIZINGA, B.J., FAGO, F.J., SHETTY, R., WATT, D.S. & PETERS, K.E. 1996. Chemostratigraphic reconstruction of biofacies: molecular evidence linking cyst-forming dinoflagellates with pre-Triassic ancestors. *Geology*, **24**(2): 159–162.
- MONNET, C. 2009. The Cenomanian–Turonian boundary mass extinction (Late Cretaceous): New insights from ammonoid biodiversity patterns of Europe, Tunisia and the Western Interior (North America). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **282**(1–4): 88–104.
- MONNET, C. & BUCHER, H. 2007. European ammonoid diversity questions the spreading of anoxia as primary cause for the Cenomanian/Turonian (Late Cretaceous) mass extinction. *Swiss Journal of Geosciences*, **100**(1): 137–144.
- MONTEIL, E. 1991. Revision of the dinoflagellate cyst genus *Cometodinium* DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939, emend. Enantiomorphy in a fossil dinoflagellate cyst. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **15**(2): 439–459.
- MONTEIL, E. & CORNU, P. 1987. Systématique et apport stratigraphique d'études phylogénétiques chez les cératioides. Le rapport *Muderongia/Phoberocysta*: apport paléogéographique. In: *Résumé des communications du X^{ème} symposium APLF*, Travaux et documents de géographie tropicale, vol. 59, pp. 90, Talence.
- MORGAN, R. 1980. Palynostratigraphy of the Australian early and middle Cretaceous. *Geological Survey of New South Wales, Palaeontology Memoir*, **18**: 1–153.
- MORGENROTH, P. 1966. Mikrofossilien und Konkretionen des nordwesteuropäischen Untereozäns. *Palaeontographica Abteilung B*, **119**(1–3): 1–53.
- MORGENROTH, P. 1968. Zur Kenntnis der Dinoflagellaten und Hystrichosphaeriden des Danien. *Geologisches Jahrbuch*, **86**: 533–578.
- MORON, J.M., 1981. Étude paléobotanique et palynologique du Crétacé Supérieur du Bassin Occidental portugais au Nord de l'accident de Nazaré (Portugal). Unpublished Ph.D. Thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 331 p.
- MORT, H.P., ADATTE, T., FÖLLMI, K.B., KELLER, G., STEINMANN, P., MATERA, V., BERNER, Z. & STÜBEN, D. 2007a. Phosphorus and the roles of productivity and nutrient recycling during Oceanic Anoxic Event 2. *Geology*, **35**(6): 483–486.
- MORT, H., JACQUAT, O., ADATTE, T., STEINMANN, P., FÖLLMI, K., MATERA, V., BERNER, Z., & STÜBEN, D. 2007b. The Cenomanian/Turonian anoxic event at the Bonarelli Level in Italy and Spain: enhanced productivity and/or better preservation? *Cretaceous Research*, **28**(4): 597–612.
- MUDIE, P.J. 1992. Circum-Artic Quaternary and Neogene marine palynofloras: Paleoeecology and statistical analysis In: HEAD, M. & WRENN, J.H. (Eds.), *Neogene and quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs*. pp. 347–390. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- MUDIE, P.J. 1996. Pellets of dinoflagellate-eating zooplankton. In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*. pp. 1087–1089. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- MÜLLER, O.F. 1786. Animalcula infusoria fluviatilia et marina, que detexit systematice descripcit et ad vivum delineari curavit Otho Fridericus Muller, regi danicae quondam a consillis conferentiae, plurium que academiarum et societatum scientiarum sodalis, sistit opus hoc posthumam quod cum tabulis aeneis L. In lucem tradit vidua ejus nobilissima, cur Ohonis Fabricii, Nicalai Mollerii. *Hauniae*: 56 + 367 p.
- NEALE, J.W. & SARJEANT, W.A.S. 1962. Microplankton from the Speeton Clay of Yorkshire. *Geological Magazine*, **99**(5): 439–458.
- NEHRING, S. 1996. Recruitment of planktonic dinoflagellates: Importance of benthic resting stages and resuspension events. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **81**(4): 513–

- NICHOLS, D.J. & JACOBSON, S.R. 1982. Palynostratigraphic Framework for the Cretaceous (Albian–Maestrichtian) of the Overthrust Belt of Utah and Wyoming. *Palynology*, **6**: 119–147.
- NICHOLS, D.J., JACOBSON, S.R. & TSCHUDY, R.H. 1982. Cretaceous palynomorph biozones for the central and northern Rocky Mountain region of the United States. In: POWERS, R.B. (Ed.), *Geologic studies of the Cordilleran Thrust Belt*. pp. 721–733. Rocky Mountain Association of Geologists, Denver.
- NICHOLS, D.J. & SWEET, A.R. 1993. Biostratigraphy of Upper Cretaceous non-marine palynofloras in a north-south transect of the Western Interior Basin. In: CALDWELL, W.G.E., & KAUFFMAN, E.G. (Eds.), *Evolution of the Western Interior Basin*. The Geological Association of Canada, *Special Paper*, **39**: 539–584.
- NORDLI, E. 1951. Resting spores in *Gonyaulax polyedra* Stein. *Nytt magasin for naturvidenskapene*, **88**: 207–212.
- NORRIS, G. 1975. Provincialism of Callovian–Neocomian dinoflagellate cysts in the northern and southern hemispheres. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, **4**: 29–35.
- NORRIS, G. 1978. Phylogeny and a revised supra-generic classification for Triassic–Quaternary organic-walled dinoflagellate cysts (Pyrrhophyta). Part II. Families and sub-orders of fossil dinoflagellates. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **156**(1): 1–30.
- NORRIS, G., JARZEN, D.M. & AWAI-THORNE, B.V. 1975. Evolution of the Cretaceous terrestrial palynoflora in Western Canada. In: CALDWELL, W.G.E. (Ed.), *The Cretaceous System in the Western Interior of North America*. The Geological Association of Canada, *Special Paper*, **13**: 333–364.
- NORVICK, M.S. & BURGER, D. 1976. Palynology of the Cenomanian of Bathurst Island, Northern Territory, Australia. *Bureau of Mineral Ressources, Geology and Geophysics, Bulletin*, **151**: 1–169.
- NÚÑEZ-BETELU, K. & HILLS, L.V. 1998. A late Coniacian ceratioid dinoflagellate cyst, *Odontochitina octopus* sp. nov., from the Kanguk Formation, Canadian Arctic. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **35**: 923–930.
- O'DOHERTY, L. & GUÉX, J. 2002. Rates and pattern of evolution among Cretaceous radiolarians: relations with global paleoceanographic events. *Micropaleontology*, **48**(Suppl.1): 1–22.
- OBOH-IKUENOBE, F.E., BENSON, D.G., SCOTT, R.W., HOLBROOK, J.M., EVETTS, M.J. & ERBACHER, J. 2007. Re-evaluation of the Albian–Cenomanian boundary in the U.S. Western Interior based on dinoflagellate cysts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **144**(1–2): 77–97.
- OGG, J.G., AGTERBERG, F.P. & GRADSTEIN, F.M. 2004. The Cretaceous period. In: GRADSTEIN, F.M., OGG, J.G., SMITH, A.G., AGTERBERG, F.P., BLEEKER, W., COOPER, R.A., DAVYDOV, V., GIBBARD, P., HINNOV, L., HOUSE, M.R., LOURENS, L., LUTERBACHER, H-P., MCARTHUR, J., MELCHIN, M.J., ROBB, L.J., SHERGOLD, J., VILLENEUVE, M., WARDLAW, B.R., ALI, J., BRINKHUIS, H., HILGEN, F.J., HOOKER, J., HOWARTH, R.J., KNOLL, A.H., LASKAR, J., MONECHI, S., POWELL, J., PLUMB, K.A., RAFFI, I., RÖHL, U., SANFILIPPO, A., SCHMITZ, B., SHACKLETON, N. J., SHIELDS, G.A., STRAUSS, H., VAN DAM, J., VEIZER, J., VAN KOLFSCHOTEN, T. & WILSON, D. (Eds.), *A geologic time scale 2004*. pp. 344–383. Cambridge University Press, Cambridge.
- PACKER, S., HART, M.B., TOCHER, B.A. & BRALEY, S. 1987. Upper Cretaceous microbiostratigraphy of Bornholm, Denmark. In: BROOKS, J. & FLEET, A.J. (Eds.), *Marine Petroleum Source Rocks*. pp. 236–247. Geological Society, Special Publication.
- PADISÁK, J., SORÓCZKI-PINTÉR, É. & REZNER, Z. 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia*, **500**(1–3): 243–257.
- PASCHER, A. 1914. Über Flagellaten und Algen. *Deutsche Botanische Gesellschaft, Berichte*, **32**: 136–160.
- PAUL, C.R.C., MITCHELL, S.F., MARSHALL, J.D., LEARY, P.N., GALE, A.S., DUANE, A.M. & DITCHFIELD, P.W. 1994. Palaeoceanographic events in the middle Cenomanian of northwest Europe. *Cretaceous Research*, **15**(6): 707–738.
- PAUL, C.R.C., LAMOLDA, M.A., MITCHELL, S.F., VAZIRI, M.R., GOROSTIDI, A., & MARSHALL, J.D. 1999. The Cenomanian–Turonian boundary at Eastbourne (Sussex, UK): a proposed European reference section. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **150**(1–2): 88–121.
- PAVLISHINA, P. 1990. Early Cenomanian palynomorphs near the village of Sanadinovo, central north Bulgaria. *Review of the Bulgarian Geological Society*, **51**(3): 89–101.
- PEARCE, M.A. 2000. Palynology and Chemostratigraphy of the Cenomanian to Lower Campanian Chalk

- of Southern and Eastern England. Unpublished PhD Thesis, Kingston University London, Kingston upon Thames, 431+366 p.
- PEARCE, M.A., JARVIS, I., SWAN, A.R.H., MURPHY, A.M., TOCHER, B.A. & EDMUNDS, W.M. 2003. Integrating palynological and geochemical data in a new approach to palaeoecological studies: Upper Cretaceous of the Banterwick Barn Chalk borehole, Berkshire, UK. *Marine Micropaleontology*, **47**(3–4): 271–306.
- PEARCE, M.A., JARVIS, I. & TOCHER, B.A. 2009. The Cenomanian–Turonian boundary event, OAE2 and palaeoenvironmental change in epicontinental seas: New insights from the dinocyst and geochemical records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **280**(1–2): 207–234.
- PEDERSEN, T.F. & CALVERT, S.E. 1990. Anoxia vs. productivity: what controls the formation of organic-carbon-rich sediments and sedimentary rocks? *American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, **74**(4): 454–466.
- PERSSON, A. 2000. Possible predation of cyst - a gap in the knowledge of dinoflagellate ecology? *Journal of Plankton Research*, **22**(4): 803–809.
- PERSSON, A. & ROSENBERG, R. 2003. Impact of grazing and bioturbation of marine benthic deposit feeders on dinoflagellate cysts. *Harmful Algae*, **2**(1): 43–50.
- PERSSON, A. & SMITH, B.C. 2009. Grazing on a natural assemblage of ciliate and dinoflagellate cysts by the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Aquatic Biology*, **6**: 227–233.
- PEYROT, D. 2011. Late Cretaceous (Late Cenomanian–Early Turonian) dinoflagellate cysts from the Castilian Platform, northern Spain. *Palynology*, **in press**, doi: 10.1080/01916122.2010.523987.
- PEYROT, D., BARRÓN, E., COMAS-RENGIFO, M.J., THOUAND, E. & TAFFOREAU, P. 2007a. A Confocal Laser Scanning and Conventional Wide Field Light Microscopy Study of Classopollis from the Toarcian-Aalenian of the Fuentelsaz Section (Spain). *Grana*, **20**(1): 22–32.
- PEYROT, D., RODRIGUEZ-LOPEZ, J.P., BARRÓN, E. & MELÉNDEZ, N. 2007b. Palynology and biostratigraphy of the Escucha Formation in the Early Cretaceous Oliete Sub-basin, Terruel, Spain. *Revista Española de Micropaleontología*, **39**(1–2): 135–154.
- PEYROT, D., BARRÓN, E., COMAS-RENGIFO, M.J., BARROSO-BARCENILLA, F. & FEIST-BURKHARDT, S. 2008. Palinología del tránsito Cenomaniense/Turonense en la sección de Puente de Yedra (Burgos, España). *Coloquios de Paleontología*, **58**: 101–161.
- PEYROT, D., BARROSO-BARCENILLA, F., BARRÓN, E. & COMAS-RENGIFO, M.J. 2011. Palaeoenvironmental analysis of Cenomanian-Turonian dinocyst assemblages from the Castilian Platform (Northern-Central Spain). *Cretaceous Research*, **32**(4): 504–526.
- PFIESTER, L.A. & ANDERSON, D.M. 1987. Dinoflagellate reproduction. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The Biology of dinoflagellates*. pp. 611–648. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PHIPPS, D. & PLAYFORD, G. 1984. Laboratory techniques for the extraction of palynomorphs from sediments. *Papers of the Geology Department, University of Queensland*, **11**: 1–23.
- PIELOU, E.C. 1975. The ecological diversity. Wiley InterScience, New York, 165 p.
- POCOCK, S.A.J. 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic-Cretaceous boundary in the Western Canada Plains. *Palaeontographica Abteilung B*, **111**(1–3): 1–95.
- POSPELOVA, V., CHMURA, G.L. & WALKER, H.A. 2004. Environmental factors influencing the spatial distribution of dinoflagellate cyst assemblages in shallow lagoons of southern New England (USA). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **128**: 7–34.
- POULSEN, C.J., BARRON, E.J., ARTHUR, M.A. & PETERSON, W.H. 2001. Response of the mid-Cretaceous global oceanic circulation to tectonic and CO₂ forcings. *Paleoceanography*, **16**(6): 576–592.
- POWELL, A.J., DODGE, J.D. & LEWIS, J. 1990. Late Neogene to Pleistocene palynological facies of the Peruvian continental margin upwelling, Leg 112. In: SUESS, E., VON HUENE, R. *et al.* (Eds.). pp. 297–321. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, Texas & A.M. University, College Station.
- POWELL, A.J., LEWIS, J. & DODGE, J.D. 1992. The palynological expressions of post-Palaeogene upwelling: a review. In: SUMMERHAYES, C.P., PRELL, W.L. & EMEIS, K.C. pp. 215–226. *Upwelling Systems: Evolution Since the Early Miocene*. Geological Society, Special Publication.
- PRAUSS, M.L. 2006. The Cenomanian/Turonian Boundary Event (CTBE) at Wunstorf, north-west Germany, as reflected by marine palynology. *Cretaceous Research*, **27**(6): 872–886.
- PREMOLI-SILVA, I., ERBA, E., SALVINI, G., LOCATELLI, C. & VERGA, D. 1999. Biotic changes in Cretaceous

- Oceanic Anoxic Events of the Tethys. *Journal of Foraminiferal Research*, **29**(4): 352–370.
- PRENTICE, I.C. 1980. Multidimensional scaling as a research tool in Quaternary palynology: a review of theory and methods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **31**(1): 71–104.
- PRENTICE, I.C. 1986. Multivariate methods for data analysis. In: BERGLUND, B.E. (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. pp. 775–797. Wiley, New York.
- PRINCE, I.M., JARVIS, I., & TOCHER, B.A. 1999. High-resolution dinoflagellate cyst biostratigraphy of the Santonian-basal Campanian (Upper Cretaceous); new data from Whitecliff, Isle of Wight, England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **105**(3–4): 143–169.
- PRINCE, I.M., JARVIS, I., PEARCE, M.A., & TOCHER, B.A. 2008. Dinoflagellate cyst biostratigraphy of the Coniacian–Santonian (Upper Cretaceous): New data from the English Chalk. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **150**(1–4): 59–96.
- PRÉZELIN, B.B. 1987. Photosynthetic physiology of dinoflagellates. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The Biology of dinoflagellates*. pp. 174–223. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PROSS, J. 2001. Paleo-oxygenation in Tertiary epeiric seas: evidence from dinoflagellate cysts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **166**(3–4): 369–381.
- PROSS, J. & BRINKHUIS, H. 2005. Organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene; a synopsis of concepts. *Paläontologische Zeitschrift*, **79**(1): 53–59.
- PROSS, J., LINK, E., RUF, M. & AIGNER, T. 2006. Delineating Sequence Stratigraphic Patterns in Deeper Ramp Carbonates: Quantitative Palynofacies Data from the Upper Jurassic (Kimmeridgian) of Southwest Germany. *Journal of Sedimentary Research*, **76**(3): 524–538.
- PRÖSSL, K.F. 1990. Dinoflagellaten der Kreide -Unter Hauterive bis Ober Turon- im Niedersächsischen Becken. *Palaeontographica Abteilung B*, **218**(5-6): 93–193.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. 1982. Mass extinctions in the marine fossil record. *Science*, **215**(4539): 1501–1503.
- RAUP, D.M. & SEPKOSKI, J.J. 1986. Periodic extinction of families and genera. *Science*, **231**(4740): 833–836.
- REDFIELD, A.C., KETCHUM, B.H. & RICHARDS, F.A. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: HILL, M.N. (Ed.), *The sea*. pp. 26–77. Wiley, New York.
- REICHERTER, K., PLETSCH, T., KUHN, W., MANTHEY, J., HOMEIER, G., WIEDMANN, J. & THURLOW, J. 1994. Mid-Cretaceous paleogeography and paleoceanography of the Betic Seaway (Betic Cordillera, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**(1–2): 1–33.
- REID, P.C. 1978. Dinoflagellate cysts in the plankton. *New Phytologist*, **80**(1): 219–229.
- REYNOLDS, C.L. 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, 535 p.
- RIDING, J.B. & HELBY, R. 2001. Marine microplankton from the Late Jurassic (Tithonian) of the northwest Australian region. In: LAURIE, J.R. & FOSTER, C.B. (Eds.), *Studies in Australian Mesozoic Palynology II*. pp. 177–220. Association of Australasian Palynologists, Canberra.
- RIDING, J.B., & FENSOME, R.A. 2002. A review of *Scriniodinium* Klement 1957, *Endoscrinium* (Klement 1960) Vozzhennikova 1967 and related dinoflagellate cyst taxa. *Palynology*, **26**(1): 5–33.
- RIDING, J.B. & KYFFIN HUGHES, J.E. 2004. A review of the laboratory preparation of palynomorphs with a description of an effective non-acid technique. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**: 13–44.
- RIDING, J.B., MANTLE, D.J. & BACKHOUSE, J. 2010. A review of the chronostratigraphical ages of Middle Triassic to Late Jurassic dinoflagellate cyst biozones of the North West Shelf of Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**(4): 543–575.
- RIEGEL, W. 1974. New forms of organic-walled microplankton from an Upper Cretaceous assemblage of southern Spain. *Revista Española de Micropaleontología*, **6**(4): 347–366.
- ROBASZYNSKI, F., AMÉDRO, F., FOUCHER, J.C., GASPARD, D., MAGNIEZ-JANNIN, F., MANIVIT, H. & SORNAY, J. 1980. Synthèse biostratigraphique de l'Aptien au Santonien du Boulonnais à partir de sept groupes paléontologiques: foraminifères, nannoplankton, dinoflagellés et macrofaunes. *Revue de Micropaléontologie*, **22**(4): 195–321.
- ROBASZYNSKI, F., ALCAYDÉ, G., AMÉDRO, F., BADILLET, G., DAMOTTE, R., FOUCHER, J.C., JARDINÉ, S., LEGOUX, O., MANIVIT, H., MONCIARDINI, C. & SORNAY, J. 1982. Le Turonien de la région-type: Saumurois et Touraine. Stratigraphie, biozonations, sédimentologie. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, **6**: 119–225.
- ROBASZYNSKI, F., BLESS, M.J.M., FELDER, P.J., FOUCHER, J.C., LEGOUX, O., MANIVIT, H., MEESSEN, J.P.M.T. & VAN DER TUUK, L.A. 1983. La limite Campanien-Maastrichtien dans le Limbourg belgo-

- neerlandais. *Géologie Méditerranéenne*, **10**(3-4): 59-72.
- ROBASZYNSKI, F., GALE, A.S., JUIGNET, P., AMÉDRO, F. & HARDENBOL, J. 1998. Sequence stratigraphy in the Upper Cretaceous series of the Anglo-Paris Basin: Exemplified by the Cenomanian Stage. In: DE GRACIANSKY, P.C., HARDENBOL, J., JAQUIN, T. & VAIL, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. pp. 363-386. Society of Economics, Paleontologists, and Mineralogists, Special publication, Tulsa.
- ROCHON, A., LEWIS, J., ELLEGAARD, M. & HARDING, I.C. 2009. The *Gonyaulax spinifera* (Dinophyceae) "complex": Perpetuating the paradox? *Review of Palaeobotany and Palynology*, **155**(1-2): 52-60.
- RODRÍGUEZ-LÓPEZ, J.P., MELÉNDES, N., SORIA, A.R. & DE BOER, P.L. 2009. Reinterpretación estratigráfica y sedimentológica de las formaciones Escucha y Utrillas de la Cordillera Ibérica. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **22**(3-4): 163-219.
- RONCAGLIA, L., & CORRADINI, D. 1997. Upper Campanian to Maastrichtian dinoflagellate zonation in the northern Apennines, Italy. *Newsletters on Stratigraphy*, **35**(1): 29-57.
- RUIZ CEBRIÁN, G. 1996. Arquitectura deposicional de las facies Utrillas en la zona central de la Cordillera Ibérica. Unpublished PhD Thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, 251 p.
- SÁENZ-GARCÍA, C. 1933. Nota acerca de la estratigrafía del Supracretácico y del Numulítico en la cabecera del Nela y próximas. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **33**: 159-186.
- SÁENZ-GARCÍA, C. 1936. Hallazgo de la fauna garumnense en la Sierra de Picofrentes (Soria). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **36**: 33-37.
- SÁENZ-GARCÍA, C. 1954. Pico-Frentes. *Celtiberia*, **8**: 229-253.
- SÁENZ-GARCÍA, C. 1955. Pico-Frentes. *Celtiberia*, **10**: 255-284.
- SAH, S.C.D., KAR, R.K. & SINGH, R.Y. 1970. Fossil microplankton from the Langpar Formation of Therriaghat, south Shillong Plateau, Assam, India. *The Palaeobotanist*, **18**(2): 143-150.
- SALUJHA, S.K. & KINDRA, G.S. 1981. Palynological fossils from the Langpar Formation exposed along South Shillong Front, Meghalaya, India. *Geoscience Journal*, **2**(1): 43-62.
- SARJEANT, W.A.S. 1964. Taxonomic notes on hystrichospheres and acritarchs. *Journal of Paleontology*, **38**(1): 173-177.
- SARJEANT, W.A.S. 1966a. Dinoflagellate cysts with *Gonyaulax*-Type tabulation. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts* pp. 107-156. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- SARJEANT, W.A.S. 1966b. Further dinoflagellate cysts from the Speeton Clay (Lower Cretaceous). In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts* pp. 199-213. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- SARJEANT, W.A.S. 1970. The genus *Spiniferites* Mantell, 1850 (Dinophyceae). *Grana*, **10**(1): 74-78.
- SARJEANT, W.A.S., & STANCLIFFE, R.P.W. 1994. The *Micrhystridium* and *Veryhachium* complexes (Acritarcha): Acanthomorphae and Polygonomorphae: a taxonomic reconsideration. *Micropaleontology*, **40**(1): 1-77.
- SCHIÖLER, P. 1993. New species of dinoflagellate cysts from Maastrichtian-Danian chalks of the Danish North Sea. *Journal of Micropaleontology*, **12**(1): 99-112.
- SCHIÖLER, P., & WILSON, G.J. 1998. Dinoflagellate biostratigraphy of the middle Coniacian-lower Campanian (Upper Cretaceous) in south Marlborough, New Zealand. *Micropaleontology*, **44**(4): 313-349.
- SCHLANGER, S.O. & JENKYN, H.C. 1976. Cretaceous oceanic anoxic events: causes and consequences. *Geologie en Mijnbouw*, **55**(3-4): 179-184.
- SCHLANGER, S.O., ARTHUR, M.A., JENKYN, H.C. & SCHOLLE, P.A. 1987. The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event, I. Stratigraphy and distribution of organic carbon-rich beds and the marine ¹³C excursion. In: BROOKS, J. & FLEET, A.J. (Eds.), *Marine Petroleum Source Rocks*. pp. 347-375. Blackwell, Oxford.
- SCHNEFF, E. & ELBRÄCHTER, M. 1992. Nutritional strategies in Dinoflagellates. A review with emphasis on cell biological aspects. *European Journal of Protistology*, **28**(1): 3-24.
- SCHNEFF, E. & ELBRÄCHTER, M. 1999. Dinophyte plastids and phylogeny: a review. *Grana*, **38**(2-3): 81-97.
- SCHRANK, E. 1984. Organic geochemical and palynological studies of the Dakhla Shale Profile (Late Cretaceous) in southeast Egypt, Part A, Succession of microfloras and depositional environment.

- Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, **50**: 189–207.
- SCHRANK, E. 1987. Paleozoic and Mesozoic palynomorphs from northeast Africa (Egypt and Sudan) with special reference to Late Cretaceous pollen and dinoflagellates. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe A*, **75**: 249–310.
- SCHRANK, E. 1988. Effects of chemical processing in the preservation of Perinidoid dinoflagellates: A case from the Late Cretaceous of NE Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **56**(1–2): 123–140.
- SCHRANK, E. 2003. Small acritarchs from the Upper Cretaceous: taxonomy, biological affinities and palaeoecology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **123**(3–4): 199–235.
- SCHRANK, E. & IBRAHIM, M.I.A. 1995. Cretaceous (Aptian-Maastrichtian) palynology of foraminifera-dated wells (KRM-1, AG-18) in northwestern Egypt. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A*, **177**: 1–44.
- SCHRANK, F.VON PAULA. 1793. Microscopische Wahrnehmungen. *Der Naturforscher*, **27**: 26–37.
- SCHUMACKER-LAMBRY, J. 1978. Palynologie du Landénien inférieur (Paléocène) à Gelinden-Overbroek/Belgique. Relations entre les microfossiles et le sédiment. Université de Liège, Liège. 157 p.
- SEGURA, M., GARCÍA, A., GARCÍA-HIDALGO, J.F. & CARENAS, B. 1993a. The Cenomanian-Turonian transgression in the Iberian Ranges (Spain): depositional sequences and the location of the Cenomanian-Turonian boundary. *Cretaceous Research*, **14**(4–5): 519–529.
- SEGURA, M., GARCÍA-HIDALGO, J.F., CARENAS, B. & GARCÍA, A. 1993b. Late Cenomanian-Early Turonian Platform from Central Eastern Iberia, Spain. In: SIMO, J.A.T., SCOTT, R.W. & MASSE, J.P. (Eds.), *Cretaceous carbonate Platforms*. American Association of Petroleum Geologists, *Memoir*, **56**: 283–296.
- SEGURA, M., GARCÍA, A., GARCÍA-HIDALGO, J.F., CARENAS, B., RUIZ, G. & GIL, J. 1996. Relaciones genéticas entre las unidades litoestratigráficas del Cretácico medio y Superior de la Cordillera Ibérica Occidental *Geogaceta*, **20**(1): 54–57.
- SEGURA, M., GARCÍA-HIDALGO, J.F., GARCÍA, A., RUIZ CEBRIÁN, G. & CARENAS, B. 1999. El Cretácico de la zona de intersección del Sistema Central con la Cordillera Ibérica: unidades litoestratigráficas y secuencias deposicionales. In: *Libro homenaje a José Ramírez del Pozo*. pp. 129–139. Asociación de Geólogos y Geofísicos Españoles del Petróleo, Madrid.
- SERPAGLI, E. 1964. Primo studio di dinoflagellati e histricosferidi del Mesozoico Italiano (Cretaceo superiore, Appennino settentrionale). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **3**(1): 89–109.
- SIBUET, J.C. & COLETTE, B.J. 1991. Triple junctions of Bay of Biscay and North Atlantic. New constraints on the kinematic evolution. *Geology*, **19**(5): 522–525.
- SINGH, C. 1964. Microflora of the Lower Cretaceous Mannville Group, East Central Alberta. *Research Council of Alberta Bulletin*, **15**: 1–239.
- SINGH, C. 1971. Lower Cretaceous microfloras of the Peace River area, northwestern Alberta. *Research Council of Alberta Bulletin*, **28**: 1–542.
- SINGH, C. 1983. Cenomanian microfloras of the Peace River area, northwestern Alberta. *Research Council of Alberta Bulletin*, **44**: 1–322.
- SINNINGHE-DAMSTÉ, J.S. & KÖSTER, J. 1998. A euxinic southern North Atlantic Ocean during the Cenomanian/Turonian oceanic anoxic event. *Earth and Planetary Science Letters*, **158**(3–4): 165–173.
- SKUPIEN, P. 1999. Dinoflagellate cysts distribution of Albian – Cenomanian sections from the Outer Western Carpathians. *Vestník Českého geologického ústavu*, **74**(1): 1–8.
- SKUPIEN, P. & MOHAMED, O. 2008. Campanian to Maastrichtian palynofacies and dinoflagellate cysts of the Silesian Unit, Outer Western Carpathians, Czech Republic. *Bulletin of Geosciences*, **83**(2): 207–224.
- SLABBER, M. 1778. Natuurkundige Verlustingen beheizende microscopise Waarnemingen van in -en uitlandse Water- en Land-Dieren, Haarlem, 166 p.
- SLIMANI, H. 1994. Les dinokystes des craies du Campanien au Danien à Halembye, Turnhout (Belgique) et à Beutenaken (Pays-Bas). *Memoirs of the Geological Survey of Belgium*, **37**: 173 p.
- SLUIJS, A., PROSS, J. & BRINKHUIS, H. 2005. From greenhouse to icehouse; organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene. *Earth Science Reviews*, **68**(3–4): 281–315.
- SMELROR, M. & LEEREVELD, H. 1989. Dinoflagellate and acritarch assemblages from the Late Bathonian to Early Oxfordian of Montagne Crussol, Rhône Valley, southern France. *Palynology*, **13**: 121–

141.

- SMITH, A.G., SMITH, D.G. & FUNNELL, B.M. 1994. Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines. Cambridge University Press, Cambridge, 99 p.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. Freeman, W.H., San Francisco, 859 p.
- SOURNIA, A., CHRETIENNOT-DINET, M.J. & RICARD, M. 1991. Marine phytoplankton: how many species in the world ocean? *Journal of Plankton Research*, **13**(5): 1093–1099.
- SPICER, R.A. 1991. Plant taphonomic processes. In: ALLISON, P.A. & BRIGGS, B.G. (Eds.), *Taphonomy releasing: the data locked in the fossil record*. pp. 71–113. Plenum Press, New York, London.
- SRIVASTAVA, S.K. 1976. Biogenic infection in Jurassic spores and pollen. *Geoscience and Man*, **15**: 95–100.
- SRIVASTAVA, S.K. 1992. Dinocyst biostratigraphy of Cenomanian-Coniacian formations of the western Gulf Coastal Plain, southern United States. *The Palaeobotanist*, **39**(2): 155–235.
- STEIN, F.R. VON 1883. Der Organismus der Infusionsthier nach eigenen Forschungen in systematischer Reihenfolge bearbeitet. II. Hälfte. Einleitung und Erklärung der Abbildungen. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 30 p.
- STEFFEN, D. & GORIN, G.E. 1993. Sedimentology of organic matter in Upper Tithonian–Berriasian deep-sea carbonates of Southeast France: Evidence of eustatic control. In: KATZ, B. & PRATT, L.M. (Eds.), *Source Rocks in a Sequence Stratigraphic Framework*. American Association Petroleum Geologists, Studies in Geology, **37**: 49–65.
- STEVENS, J. 1987. Some Early Cretaceous dinoflagellates from the *Cassiculosphaeridia delicata* Zone on the Exmouth Plateau, Western Australia. In: JELL, P.A. (Ed.), *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **4**: 185–197.
- STOVER, L.E. & EVITT, W.R. 1978. Analyses of pre-Pleistocene organic-walled dinoflagellates. Stanford University Publications, Geological Sciences, Stanford. 300 p.
- STOVER, L.E. & WILLIAMS, G.L. 1987. Analyses of Mesozoic and Cenozoic organic-walled dinoflagellates (1977–1985). *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contributions Series*, **18**: 1–243.
- STOVER, L.E. & HELBY, R. 1987. Some Early Cretaceous dinoflagellates from the Houtman-1 well, Western Australia. In: JELL, P.A. (Ed.), *Memoir of the Association of Australasian Palaeontologists*, **4**: 261–295.
- STOVER, L.E. & HARDENBOL, J. 1994. Dinoflagellates and depositional sequences in the Lower Oligocene (Rupelian) Boom Clay Formation, Belgium. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, **102**: 5–77.
- STOVER, L.E., BRINKHUIS, H., DAMASSA, S.P., DE VERTEUIL, L., HELBY, R.J., MONTEIL, E., PARTRIDGE, A.D., POWELL, A.J., RIDING, J.B., SMELROR, M. & WILLIAMS, G.L. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. In: JANSONIUS, J. & MCGREGOR, D.C. (Eds.), *Palynology, principles and applications*. pp. 641–750. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas.
- SUMMERHAYES, C.P., EMEIS, K.-C., ANGEL, M.V., SMITH, R.L. & ZEITZSCHEL, B. 1995. Upwelling in the ocean: modern processes and ancient records. In: SUMMERHAYES, C.P., EMEIS, K.-C., ANGEL, M.V., SMITH, R.L. & ZEITZSCHEL, B. (Eds.), *Upwelling in the ocean: modern processes and ancient records*. pp. 1–37. Dahlem Workshop reports; Environmental Sciences Research Report, Chichester.
- SUMMONS, R.E.J., THOMAS, J., MAXWELL, J.R. & BOREHAM, C.J. 1992. Secular and environmental constraints on the occurrence of dinosterane in sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **56**(6): 2437–2444.
- SVOBODOVÁ, M. 1990. Lower Turonian microflora at Skalka near Velim (Central Bohemia). *Věstník Ústředního ústavu geologického*, **65**(5): 291–300.
- SVOBODOVÁ, M. 1997. Mid-Cretaceous palynomorphs from the Blansko Graben (Czech Republic): affinities to both Tethyan and Boreal bioprovinces. In 4th EPPC: Mid-Cretaceous palynomorphs from the Blansko Graben, pp. 149–155.
- SVOBODOVÁ, M., MÉON, H. & PACLTOVÁ, B. 1998. Characteristics of palynospectra of the upper Cenomanian-lower Turonian (anoxic facies) of the Bohemian and Vocontian Basins. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, **73**(3): 229–251.
- SWEET, A.R. & MCINTYRE, D.J. 1988. Late Turonian marine and nonmarine palynomorphs from the Cardium Formation, north-central Alberta Foothills, Canada. In: JAMES, D.P. & LECKIE, D.A. (Eds.), *Sequences, stratigraphy, sedimentology: surface and subsurface*. Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir, **15**: 499–516.
- TAPPAN, H. 1980. The paleobiology of plant protists. W.H. Freeman, San Francisco, 1028 p.

- TARDUNO, J.A., BRINKMAN, D.B., RENNE, P.R., COTTRELL, R.D., SCHER, H. & CASTILLO, P. 1998. Evidence for extreme climatic warmth from Late Cretaceous Arctic vertebrates. *Science*, **282**(5397): 2241–2244.
- TASCH, P., MCCLURE, K. & OFTEDAHL, O. 1964. Biostratigraphy and taxonomy of a hystrichosphere - dinoflagellate assemblage from the Cretaceous of Kansas. *Micropaleontology*, **10**(2): 189–206.
- TAYLOR, F.J.R. 1980. On dinoflagellate evolution. *Biosystems*, **13**: 65–108.
- TAYLOR, F.J.R. 1987. General group characteristics: Special features of interest; short story of dinoflagellate study. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The biology of dinoflagellates*. pp. 1–23. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TAYLOR, F.J.R. 1999. Morphology (tabulation) and molecular evidence for dinoflagellate phylogeny reinforce each other. *Journal of Phycology*, **35**(1): 4–6.
- TAYLOR, F.J.R. & POLLINGER, U. 1987. Ecology of dinoflagellates. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The biology of dinoflagellates*. pp. 398–502. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- TER BRAAK, C.J.F. 1987. CANOCO - A FORTRAN program for canonical community ordination by [partial detrended canonical] correspondance analysis, principal component analysis and redundancy analysis (version 2.1). DLO - Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 95 p.
- TER BRAAK, C.J.F. & SMILAUER, P. 1998. Canoco 4. Centre for Biometry, Wageningen, 351 p.
- TER BRAAK, C.J.F. & SMILAUER, P. 2002. CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA, 500 p.
- THUROW, J. & KUHN, W. 1986. Mid Cretaceous of the Gibraltar Arch area. In: SUMMERHAYES, C.P. & SHACKELTON, N.J. (Eds.), *North Atlantic Palaeoceanography*. Geological Society of London, Special Publications, **21**: 423–444.
- THUROW, J., MOULLADE, E., BRUMSACK, H., MASURE, E., TAUGOURDEAU-LANTZ, J. & DUNHAM, K. 1988. The Cenomanian/Turonian Boundary Event (CTBE) at hole 641A, ODP LEG 103 (compared with the CTBE interval at site 398). In: BOILLLOT, G., WINTERER, E.L. et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. pp. 587–634. Texas A&M University, College Station.
- TIWARI, R.S., VIJAYA, V.D. & MISRA, B.K. 1994. Taphonomy of palynofossils in Gondwana Sequence of India. *The Palaeobotanist*, **42**(2): 108–119.
- TOCHER, B.A. 1984. Palynostratigraphy of uppermost Albian to basal Coniacian (Cretaceous) sediments of the western Anglo-Paris Basin. Unpublished PhD Thesis, City of London Polytechnic, London, 228 p.
- TOCHER, B.A. & JARVIS, I. 1987. Dinoflagellate cysts and stratigraphy of the Turonian (Upper Cretaceous) Chalk near Beer, southeast Devon, England. In: HART, M.B. (Ed.), *Micropalaeontology of Carbonate Environments*. pp. 138–175. Ellis Horwood, Chichester.
- TOCHER, B.A. & JARVIS, I. 1994a. Dinoflagellate cyst distribution and stratigraphy of the lower-middle Cenomanian (Upper Cretaceous) at Fumichon, Normandy, northern France. *Revue de Micropaléontologie*, **37**(3): 223–232.
- TOCHER, B.A. & JARVIS, I. 1994b. Dinoflagellate cyst distribution from the Lower Turonian (Upper Cretaceous) of Ports, Indre-et-Loire. *Bulletin d'information des Géologues du Bassin de Paris*, **31**: 13–23.
- TOCHER, B.A. & JARVIS, I. 1995. Dinocyst distributions and stratigraphy of two Cenomanian-Turonian boundary (Upper Cretaceous) sections from the western Anglo-Paris Basin. *Journal of Micropalaeontology*, **14**(2): 97–105.
- TOCHER, B.A. & JARVIS, I. 1996. Dinoflagellate cyst distributions and the Albian-Cenomanian boundary (middle Cretaceous) at Cordebugle, NW France and Lewes, southern England. *Journal of Micropalaeontology*, **15**(1): 55–67.
- TRAVERSE, A. 2007. Paleopalynology: second edition. Springer, Dordrecht, 813 p.
- TSIKOS, H., JENKINS, H.C., WALSWORTH-BELL, B., PETRIZZO, M.R., FORSTER, A., KOLONIC, S., ERBA, E., PREMOLI SILVA, I., BAAS, M., WAGNER, T. & SINNINGHE-DAMSTÉ, J.S. 2004. Carbon-isotope stratigraphy recorded by the Cenomanian-Turonian Oceanic Anoxic Event: correlation and implications based on three key localities. *Journal of the Geological Society, London*, **161**(4): 711–719.
- TWIDDLE, C.L. & BUNTING, M.J. 2010. Experimental investigations into the preservation of pollen grains:

- A pilot study of four pollen types. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**(4): 621–630.
- TYSON, R.V. 1995. Sedimentary organic matter. Chapman & Hall, London, 615 p.
- UWINS, P.J.R. & BATTEN, D.J. 1988. Early to mid-Cretaceous palynology of northeast Libya. In: EL-ARNAUTI, A., OWENS, B. & THUSU, B. (Eds.), *Subsurface palynostratigraphy of Northeast Libya*. pp. 215–257. Garyounis University Publications, Benghazi.
- VALENSI, L. 1947. Note préliminaire à une étude des microfossiles des silex jurassiques de la région de Poitiers. *Comptes Rendus hebdomadaires des seances de l'Académie des Sciences*, **225**: 816–818.
- VALENSI, L. 1953. Microfossiles des silex du Jurassique moyen. Remarques pétrographiques. *Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série*, **32**(4): 1–100.
- VALENSI, L. 1957. Micropaléontologie des silex du Grand-Pressigny. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**(7): 1083–1090.
- VERDIER, J.-P. 1975. Les kystes de Dinoflagellés de la section de Wissant et leur distribution stratigraphique au Crétacé moyen. *Revue de Micropaléontologie*, **17**(4): 191–197.
- VERLEYE, T., MERTENS, K.N., LOUWYÉ, S. & ARZ, H.W. 2009. Holocene salinity changes in the southwestern Black Sea: a reconstruction based in dinoflagellate cysts. *Palynology*, **33**(1): 77–100.
- VERSTEEGH, G.J.M. & ZONNEVELD, K.A.F. 2002. Use of selective degradation to separate preservation from productivity. *Geology*, **30**(7): 615–618.
- VERSTEEGH, G.J.M., BLOKKER, P., MARSHALL, C. & PROSS, J. 2007. Macromolecular composition of the dinoflagellate cyst *Thalassiphora pelagica* (Oligocene, SW Germany). *Organic Geochemistry*, **38**(10): 1643–1656.
- VILAS, L., MAS, R., GARCÍA, A., ARIAS, C., ALONSO, A., MELÉNDEZ, N. & RINCÓN, R. 1982. Ibérica Suoccidental. In: GARCÍA, A. (Ed.), *El Cretácico de España*. pp. 457–513. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- VOIGT, S., WILMSEN, M., MORTIMORE, R.N. & VOIGT, T. 2003. Cenomanian palaeotemperatures derived from the oxygen isotopic composition of brachiopods and belemnites: evaluation of Cretaceous palaeotemperature proxies. *Geologische Rundschau*, **92**: 285–299.
- VOIGT, S., GALE, A.S. & FLÖGEL, S. 2004. Midlatitude shelf seas in the Cenomanian-Turonian greenhouse world: temperature evolution and North Atlantic circulation. *Paleoceanography*, doi: 10.1029/2004PA001015.
- VOIGT, S., GALE, A.S. & VOIGT, T. 2006. Sea-level change, carbon cycling and palaeoclimate during the Late Cenomanian of northwest Europe; an integrated palaeoenvironmental analysis. *Cretaceous Research*, **27**(6): 836–858.
- VOIGT, S., ERBACHER, J., MUTTERLOSE, J., WEISS, W., WESTERHOLD, T., WIESE, F., WILMSEN, M. & WONIK, T. 2008. The Cenomanian-Turonian of the Wunstorf section - (North Germany): global stratigraphic reference section and new orbital time scale for Oceanic Anoxic Event 2. *Newsletter on Stratigraphy*, **43**(1): 65–89.
- VOZZHENNIKOVA, T.F. 1961. K voprosu o sistematike iskopyayemykh Peridiney. *Akademiya Nauk SSSR (Doklady Earth Science Sections)*, **139**(6): 1461–1462.
- VOZZHENNIKOVA, T.F. 1967. Iskopaemye peridinei Yurskikh, Melovykh i Paleogenovykh otlozheniy SSSR. Izdatelstvo Nauka, Moscow, U.S.S.R., 347 p. (Traduction LENTIN & VOZZHENNIKOVA, 1990).
- WALL, D., DALE, B., & HARADA, K. 1973. Descriptions of new fossil dinoflagellates from the Late Quaternary of the Black Sea. *Micropalaeontology*, **19**(1): 18–30.
- WALL, D., DALE, B., LOHMANN, G. & SMITH, W. 1977. The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine Micropaleontology*, **2**: 121–200.
- WETZEL, O. 1933a. Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide-Feuersteins mit einem sediment-petrographischen und stratigraphischen Anhang. *Palaeontographica Abteilung A*, **78**(1–3): 1–110.
- WETZEL, O. 1933b. Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide-Feuersteins mit einem sediment-petrographischen und stratigraphischen Anhang. *Palaeontographica*, **77**(3–4): 141–186.
- WETZEL, O. 1940. Mikropaläontologische Untersuchungen an der obersenenen Kreide von Stevns Klint-Kridtbrud auf der dänischen Insel Seeland und an ihrem Feuerstein in geschiefekundlicher Hinsicht. *Zeitschrift für Geschiebeforschung*, **16**: 118–156.

- WETZEL, O. 1948. Mikropaläontologische Funde in Gesteinsproben einer holsteinischen Bohrung, besonders in Kreide- und Keuperschichten. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen B*, **89**(3): 315–343.
- WHEELER, J.W. & SARJEANT, W.A.S. 1990. Jurassic and Cretaceous palynomorphs from the central Alborz Mountains, Iran: their significance in biostratigraphy and palaeogeography. *Modern Geology*, **14**(4): 267–374.
- WHITE, H.H. 1842. On fossil *Xanthidia*. *Microscopical Journal, London*, **11**: 35–40.
- WHITERS, N. 1987. Dinoflagellate sterols. In: TAYLOR, F.J.R. (Ed.), *The biology of dinoflagellates*. pp. 316–359. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review*, **42**(2): 207–264.
- WIEDMANN, J. 1960. Le Crétacé Supérieur de l'Espagne et du Portugal et ses Céphalopodes In: ROGER, J. (Ed.), *Colloque sur le Crétacé Supérieur Français. Comptes Rendus du 84ème Congrès National des Sociétés Savantes, Dijon, France. 1959*. pp. 709–769. Gauthier-Villars, Paris.
- WIEDMANN, J. 1964. Le Crétacé Supérieur de l'Espagne et du Portugal et ses Céphalopodes. *Estudios Geológicos*, **20**: 107–148.
- WIEDMANN, J. 1975. El Cretácico Superior del Picofrentes (Soria), Cadenas Celtibéricas (España). *Boletín Geológico y Minero*, **86**(3): 252–261.
- WIEDMANN, J. 1979. Mid Cretaceous Events; Iberian Field Conference, 1977. Guide II. Partie. Itinéraire géologique à travers le Crétacé moyen des Chaînes Vascogotiques et Celtibériques (Espagne du Nord). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **5**: 127–214.
- WILLEY, A. & HICKSON, S.J. 1909. The Protozoa (continued). Section F.- The Mastigophora. In: LANKESTER, R. (Ed.), *A Treatise on Zoology. Part 1. Introduction and Protozoa. First Fascicle*. Adam and Charles Black, London.
- WILLIAMS, G.L. 1975. Dinoflagellate and spore stratigraphy of the Mesozoic-Cenozoic, Offshore eastern Canada. *Canadian Geological Survey, Paper*, **74-30**(2): 107–161.
- WILLIAMS, G.L. 1978. Palynological biostratigraphy, DSDP Sites. 367 and 370. In: LANCELOT, Y., SEIBOLD, E. et al. (Eds.), *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*. pp. 783–815. U.S. Government Printing Office, Washington D.C.
- WILLIAMS, G.L. & DOWNIE, C. 1969. Generic re-allocations proposed by G.L. WILLIAMS and C. DOWNIE. In: DAVEY, R.J., DOWNIE, C., SARJEANT, W.A.S. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Appendix to "Studies on Mesozoic and Cainozoic dinoflagellate cysts"*. pp. 17. Bulletin of the British Museum (Natural History-Geology), London.
- WILLIAMS, G.L. & BRIDEAUX, W.W. 1975. Palynological analyses of Upper Mesozoic and Cenozoic rocks of the Grand Banks, Atlantic continental margin. *Geological Survey of Canada, Bulletin*, **236**: 1-162.
- WILLIAMS, G.L. & DAVIES, E.H. 1982. Cretaceous dinoflagellates and provincialism. *Journal of Paleontology*, **56**(Suppl. 2): 30.
- WILLIAMS, G.L. & BUJAK, J.P. 1985. Mesozoic and Cenozoic dinoflagellates. In: BOLLI, H.M., SAUNDERS, J.B. & PERCH-NIELSEN, K. (Eds.), *Plankton Stratigraphy*. pp. 847–964. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLIAMS, G.L., ASCOLI, P., BARSS, M.S., BUJAK, J.P., E.H., D., FENSOME, R.A. & WILLIAMSON, M.A. 1990. Biostratigraphy and related studies. In: KEEN, M.J. & WILLIAMS, G.L. (Eds.), *Geology of the Continental Margin of Eastern Canada*. Geological Survey of Canada, *Geology of Canada*, **2**: 87–137.
- WILLIAMS, G.L., FENSOME, R.A., MILLER, M.A. & SARJEANT, W.A.S. 2000. A glossary of the terminology applied to dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes, with emphasis on fossils: third edition. American Association of Stratigraphic Palynologists, Dallas, 365 p.
- WILLIAMS, G.L., BRINKHUIS, H., PEARCE, M.A., FENSOME, R.A. & WEEGINK, J.W. 2004. Southern ocean and global dinoflagellate cyst events compared: index events for the Late Cretaceous–Neogene. In: EXON, N.F., KENNETH, J.P., MALONE, M.J. et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results*. pp. 1–98. Texas A&M University, College Station.
- WILPSHAAR, M. & LEEREVELD, H. 1994. Palaeoenvironmental change in the Early Cretaceous Vocontian Basin (SE France) reflected by dinoflagellate cysts. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **84**(1–2): 121–128.
- WILPSHAAR, M., LEEREVELD, H. & VISSCHER, H. 1997. Early Cretaceous sedimentary and tectonic

- development of the Dauphinois Basin (SE France). *Cretaceous Research*, **18**(3): 457–468.
- YOSHINAGA, I., KAWAI, T. & YUZABURO, I. 1995. Lysis of *Gymnodinium nagasakiense* by marine bacteria. In: LASSUS, P., ARZUL, G., ERARD, E., GENTEN, C. & MARCAILLOU, C. (Eds.), *Harmful Marine Algal Blooms*. pp. 687–692. Lavoisier, Paris.
- YU, J. & ZHANG, W. 1980. Upper Cretaceous dinoflagellate cysts and acritarchs of western Xinjiang. *Chinese Academy of Geological Sciences, Bulletin, Series 1*, **2**(1): 93–119.
- YUN, H. 1981. Dinoflagellaten aus der Oberkreide (Santon) von Westfalen. *Palaeontographica Abteilung B*, **117**(1–4): 1–89.
- ZETTER, R., HESSE, M. & HUBER, K.H. 2002. Combined LM, SEM and TEM studies of Late Cretaceous pollen and spores from Gmünd, Lower Austria. *Staphia*, **80**: 201–230.
- ZEVENBOOM, D., BRINKHUIS, H. & VISSCHER, H. 1994. Dinoflagellate cyst palaeoenvironmental analysis of the Oligocene/Miocene transition in northwest and central Italy *Giornale di Geologia*, **56**/1: 155–169.
- ZIRBEL, M.J., VERON, F. & LATZ, M.I. 2000. The reversible effect of flow on the morphology of *Ceratocorys horrida* (Peridinales, Dinophyta). *Journal of Phycology*, **36**(1): 46–58.
- ŽITŤ, J., NEKVASILOVÁ, O., BOSÁK, P., SVOBODOVÁ, M., STEMPROKOVÁ-JÍROVÁ, D. & STASSTNY, M. 1997. Rocky Coast facies of the Cenomanian-Turonian Boundary interval at Velim (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). Second part. *Věstník Státního geologického ústavu*, **72**(2): 141–155.
- ŽITŤ, J., NEKVASILOVÁ, O., HRADECKÁ, L., SVOBODOVÁ, M. & ZÁRUBA, B. 1999. Rocky Coast facies of the Unhost-Tursko High (Late Cenomanian-Early Turonian, Bohemian Cretaceous Basin). *Acta Musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis*, **54**(3–4): 79–116.
- ŽITŤ, J., VODRÁZKA, R., HRADECKÁ, L., SVOBODOVÁ, M. & ZÁGORSEK, K. 2006. Late Cretaceous environments and communities as recorded at Chrtínky (Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic). *Bulletin of Geosciences*, **81**(1): 43–79.
- ZONNEVELD, K.A.F. & BRUMMER, G.J.A. 2000. (Palaeo-)ecological significance, transport and preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in the Somali Basin, NW Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*, **47**(9–11): 2229–2256.
- ZONNEVELD, K.A.F., VERSTEEGH, G.J.M. & DE LANGE, G.J. 1997. Preservation of organic walled dinoflagellate cysts in different oxygen regimes: a 10,000 years natural experiment. *Marine Micropaleontology*, **29**(3–4): 393–405.
- ZONNEVELD, K.A.F., BRUNE, A. & WILLEMS, H. 2000. Spatial distribution of calcareous dinoflagellate cysts in surface sediments of the Atlantic Ocean between 13°N and 36°S. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **111**(3–4): 197–223.
- ZONNEVELD, K.A.F., VERSTEEGH, G.J.M. & DE LANGE, G.J. 2001. Palaeoproductivity and post-depositional aerobic organic matter decay reflected by dinoflagellate cyst assemblages of the Eastern Mediterranean S1 sapropel. *Marine Geology*, **172**(3–4): 181–195.

PLATES
LÁMINAS

PLATE 1

1. *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, 1960.
Sample FT22B, *S. (I.) subconciliatus* Zone, not stained specimen.
- 2-4. *Oligosphaeridium complex* (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966.
2: Sample CO25B, *S. (I.) malladae* Zone, *Ch. (L.) luciae* Subzone; 3: Sample PU12B, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone; 4: Sample PU20T, *K. turoniense* Zone.
5. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) DAVEY & WILLIAMS, 1966.
Sample PU27, ?*R. kallei* Zone, focus on processes.
6. *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960.
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, dorsal view, focus on the archaeopyle.
7. *Apteodinium* sp. cf. *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960.
Sample TA10, *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, dorsal view, focus on the archaeopyle.
- 8-9. *Cribopteridinium exilicristatum* DAVEY, 1969.
Sample FT28, *M. nodosoides* Zone, *W. munieri* Subzone, 8: Focus on the archaeopyle, 9: Same specimen, middle focus.
10. *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* BELOW, 1982.
Sample PU6M, *M. geslinianum* Zone, *M. geslinianum* Subzone, lateral view.
- 11-12. *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE, 1937) DAVEY & VERDIER, 1973.
11: Sample CO25B, *S. (I.) malladae* Zone, *Ch. (L.) luciae* Subzone, lateral view; 12: Sample PU18T, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, lateral view.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 1

1. *Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, 1960.
Muestra FT22B, Biozona *S. (I.) subconciliatus*, ejemplar no teñido.
- 2-4. *Oligosphaeridium complex* (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966.
2: Muestra CO25B, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *Ch. (L.) luciae*; 3: Muestra PU12B, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*; 4: Muestra PU20T, Biozona *K. turoniense*.
5. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) DAVEY & WILLIAMS, 1966.
Muestra PU27, Biozona ?*R. kallei*, procesos enfocados.
6. *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960.
Muestra PU14T, vista dorsal, arqueópilo enfocado, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
7. *Apteodinium* sp. cf. *Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960.
Muestra TA10, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *V. gamai*, vista dorsal, arqueópilo enfocado.
- 8-9. *Cribopteridinium exilicristatum* DAVEY, 1969.
Muestra FT28, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *W. munieri*, 8: Arqueópilo enfocado; 9: El mismo ejemplar con foco intermedio.
10. *Florentinia* sp. cf. *Florentinia berran* BELOW, 1982.
Muestra PU6M, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *M. geslinianum*, vista lateral.
- 11-12. *Florentinia clavigera* (DEFLANDRE, 1937) DAVEY & VERDIER, 1973.
11: Muestra CO25B, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *Ch. (L.) luciae*, vista lateral; 12: Muestra PU18T, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, vista lateral.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 1/LÁMINA 1

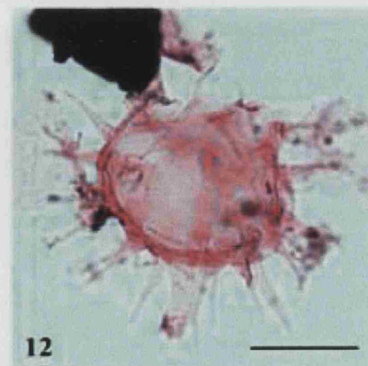
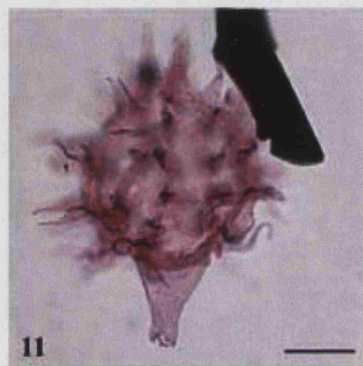
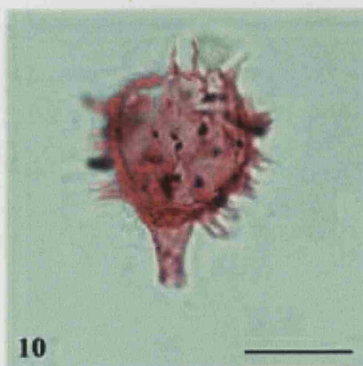
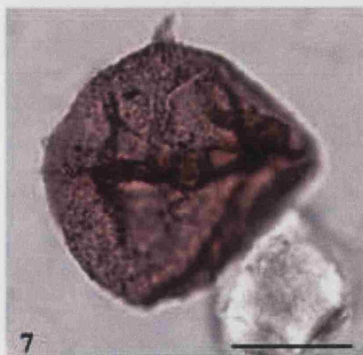
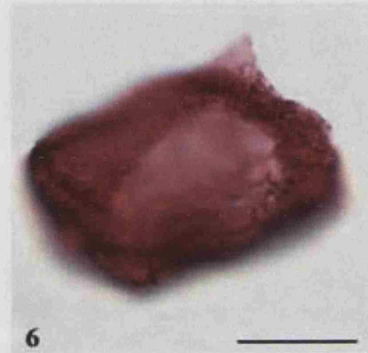
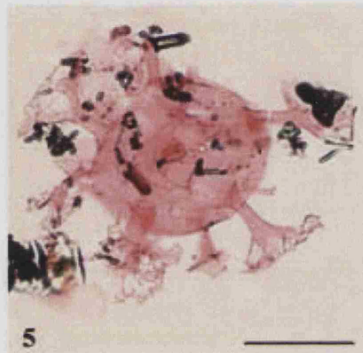
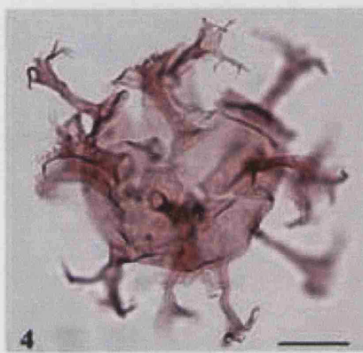
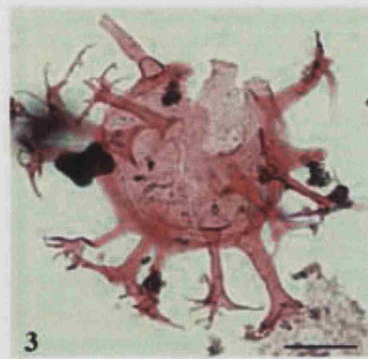
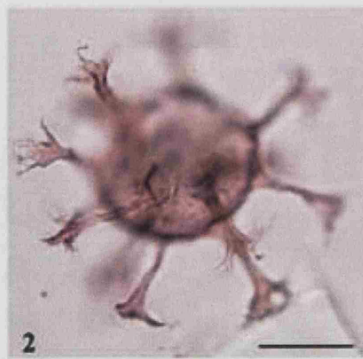


PLATE 2

- 1-2. ***Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980.**
1: Sample FT28, *M. nodosoides* Zone, *W. munieri* Subzone, dorsal view, focus on the archaeopyle;
2: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on processes.
3. ***Florentinia ferox* (DEFLANDRE 1937) DUXBURY, 1980.**
Sample PU9, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, lateral view.
4. ***Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973.**
Sample PU10B, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, dorsal view.
5. ***Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973.**
Sample CO14, *S. (J.) subconciliatus* Zone, dorsal view, focus on the archaeopyle.
6. ***Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973.**
Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, lateral view, focus on processes.
- 7-8. ***Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987.**
7: Sample FT26M, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone; 8: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
9. **aff. *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1989.**
Sample CO25M, *S. (I.) malladae* Zone, *Ch. (L.) luciae* Subzone.
10. **aff. *Scriniodinium campanula* GOCHT, 1959.**
Sample PU21B, *K. turoniense* Zone, not stained specimen.
11. ***Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981.**
Sample PU6T, *M. geslinianum* Zone, *M. geslinianum* Subzone, focus on processes.
12. ***Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.**
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, dorsal view.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 2

- 1-2. ***Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980.**
1: Muestra FT28, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *W. munieri*, vista dorsal, arqueópilo enfocado;
2: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, procesos enfocados.
3. ***Florentinia ferox* (DEFLANDRE, 1937) DUXBURY, 1980.**
Muestra PU9, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, vista lateral.
4. ***Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973.**
Muestra PU10B, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, vista dorsal.
5. ***Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973.**
Muestra CO14, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, vista dorsal, arqueópilo enfocado.
6. ***Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973.**
Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, vista lateral, procesos enfocados.
- 7-8. ***Kallosphaeridium? ringnesiorum* (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987.**
7: Muestra FT26M, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*; 8: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
9. **aff. *Kallosphaeridium? helbyi* (COOKSON & HUGHES, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1989.**
Muestra CO25M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *Ch. (L.) luciae*.
10. **aff. *Scriniodinium campanula* GOCHT, 1959.**
Muestra PU21B, Biozona *K. turoniense*, ejemplar no teñido, Biozona *K. turoniense*.
11. ***Dapsilidinium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981.**
Muestra PU6T, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *M. geslinianum*, procesos enfocados.
12. ***Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.**
Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, cara dorsal enfocada.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 2/LÁMINA 2

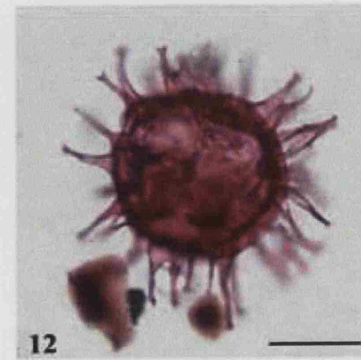
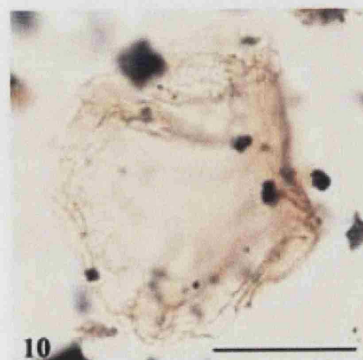
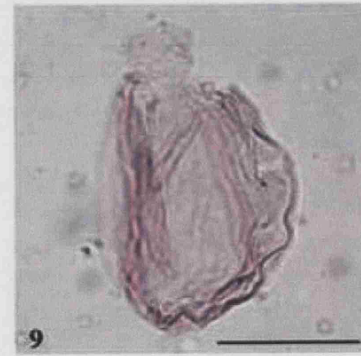
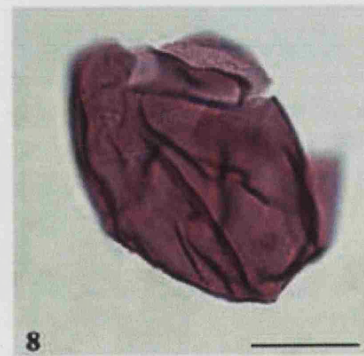
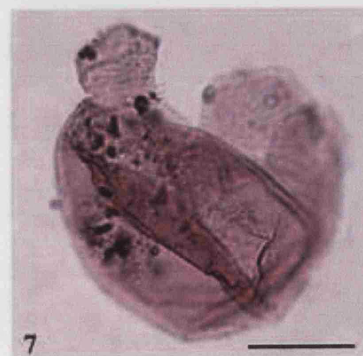
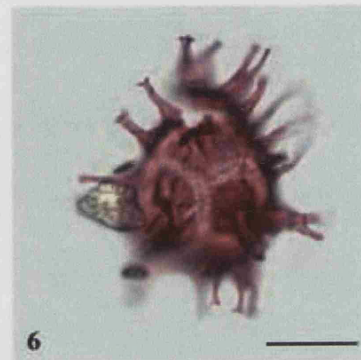
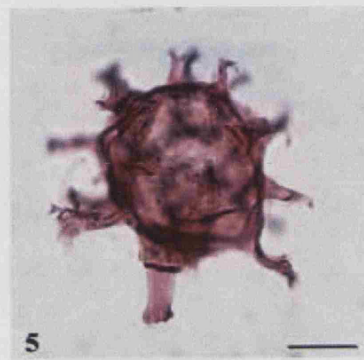
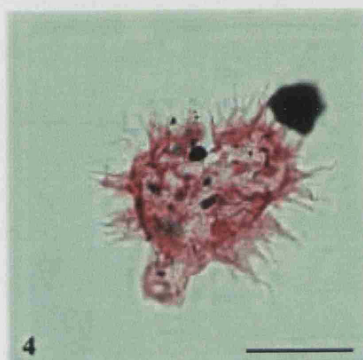
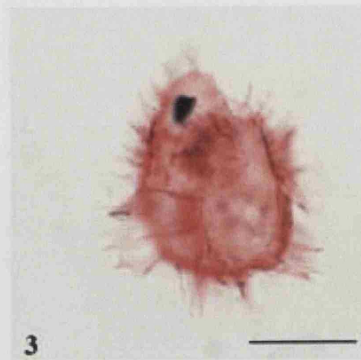
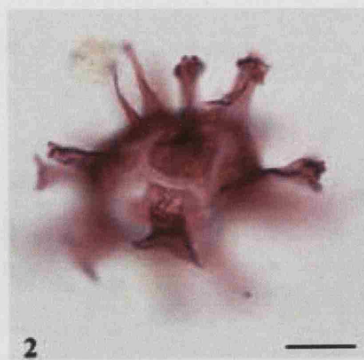
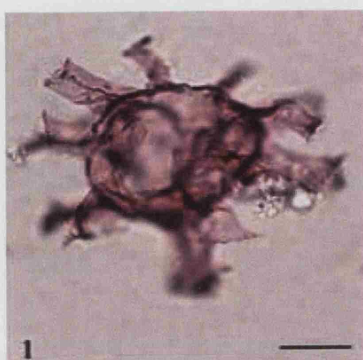


PLATE 3

1. *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.
Sample PU24, ?*R. kallei* Zone, dorsal view.
- 2-3. *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966.
2: Sample PU21B, *K. turoniense* Zone, dorsal view, not stained specimen; 3: Sample PU4T, *N. vibrayeanus* Zone, *M. mosbyense* Subzone, ventral view.
4. *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982.
Sample PU18T, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone lateral view.
5. *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE, 1937) YUN, 1981.
Sample PU12B, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, lateral view.
6. *Achomosphaera sagena* DAVEY & WILLIAMS, 1966.
Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
- 7-8. *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subsp. *ramosus* (autonym).
7: Sample PU23, *K. turoniense* Zone, lateral view; 8: Sample PU4T, *N. vibrayeanus* Zone, *M. mosbyense* Subzone, lateral view.
9. *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1973.
Sample PU6T, *M. geslinianum* Zone, *M. geslinianum* Subzone, ventral view.
- 10-11. *Spiniferites twistringiensis* (MAIER, 1959) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL, 1990.
10: Sample PU23, *K. turoniense* Zone, focus on dorsal side; 11: Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on dorsal side.
12. *Cometodinium?* sp.
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 3

1. *Exochosphaeridium majus* (LEJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.
Muestra PU24, Biozona ?*R. kallei*, cara dorsal enfocada.
- 2-3. *Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966.
2: Muestra PU21B, Biozona *K. turoniense*, cara dorsal enfocada, ejemplar no teñido; 3: Muestra PU4T, Biozona *N. vibrayeanus*, Subbiozona *M. mosbyense*, cara ventral enfocada.
4. *Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982.
Muestra PU18T, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, vista lateral.
5. *Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE, 1937) YUN, 1981.
Muestra PU12B, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, vista lateral.
6. *Achomosphaera sagena* DAVEY & WILLIAMS, 1966.
Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
- 7-8. *Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subsp. *ramosus* (autonym).
7: Muestra PU23, Biozona *K. turoniense*, vista lateral; 8: Muestra PU4T, Biozona *N. vibrayeanus*, Subbiozona *M. mosbyense*, vista lateral.
9. *Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1973.
Muestra PU6T, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *M. geslinianum*, cara ventral enfocada.
- 10-11. *Spiniferites twistringiensis* (MAIER, 1959) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL, 1990.
10: Muestra PU23, Biozona *K. turoniense*, cara dorsal enfocada; 11: Muestra PU14M, Zona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, cara dorsal enfocada.
12. *Cometodinium?* sp.
Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 3/LÁMINA 3

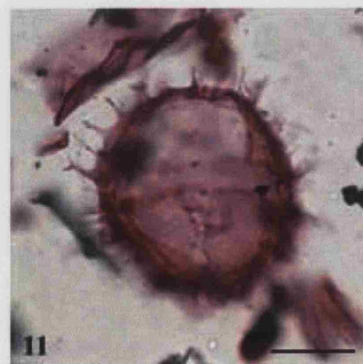
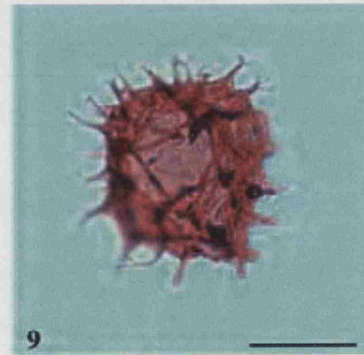
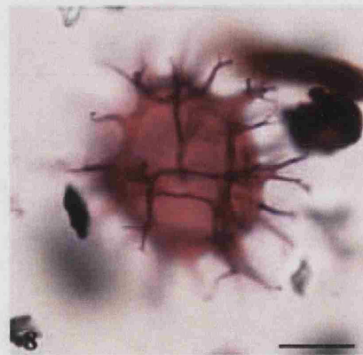
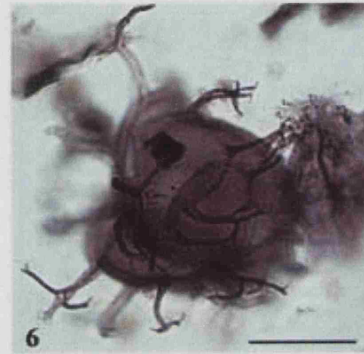
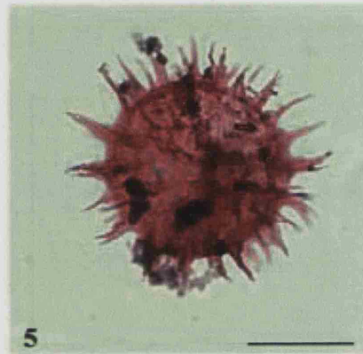
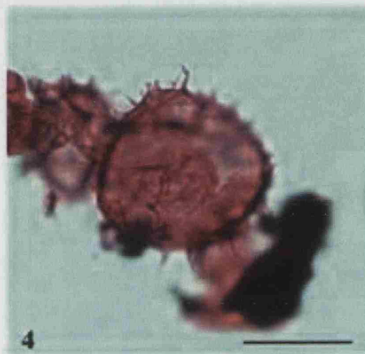
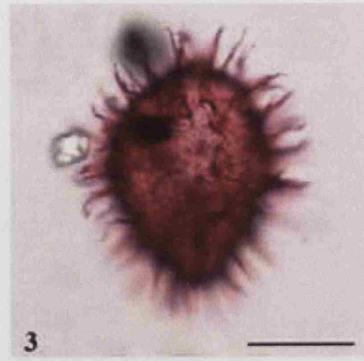
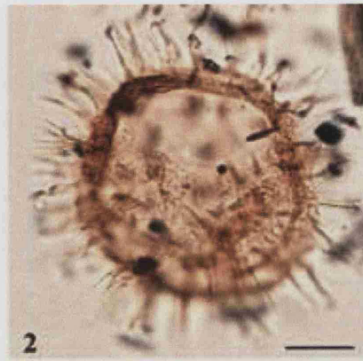
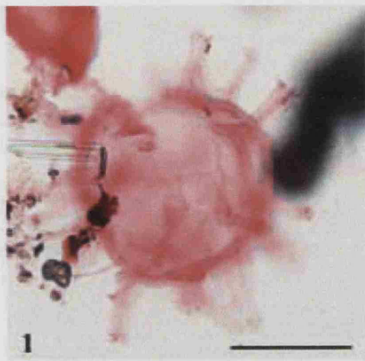


PLATE 4

- 1-2, 4-5. *Pterodinium cingulatum* (WETZEL, 1933) BELOW, 1981 subsp. *cingulatum* (autonym).
1: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on ventral side; 2: same specimen, focus on dorsal side; 4: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone focus on left lateral side; 5: same specimen, focus on middle.
3. *Coronifera albertii* MILLIOUD, 1969.
Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, lateral view, not stained specimen.
6. *Coronifera hebspina* (YUN, 1981) stat. nov.
Sample PU6M, *M. geslinianum* Zone, *M. geslinianum* Subzone, dorsal view.
- 7-8. *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE, 1935) CLARKE & VERDIER, 1967.
7: Sample PU18T, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, focus on ventral side; 8: same specimen, focus on dorsal side.
9. *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK, 1958.
Sample PU8M1, *S. (J.) subconciliatus* Zone, lateral view.
10. *Hystriodinium pulchrum* DEFLANDRE, 1935.
Sample PU18T, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone.
- 11-12. *Kiokansium* sp. cf. *Kiokansium unituberculatum* (TASCH *et al.*, 1964) STOVER & EVITT 1978.
11: Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone; 12: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 4

- 1-2, 4-5. *Pterodinium cingulatum* (WETZEL, 1933) BELOW, 1981 subsp. *cingulatum* (autonym).
1: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, cara ventral enfocada; 2: mismo ejemplar, cara dorsal enfocada; 4: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, vista lateral izquierda; 5: mismo ejemplar, foco intermedio.
3. *Coronifera albertii* MILLIOUD, 1969.
Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, vista lateral, ejemplar no teñido.
6. *Coronifera hebspina* (YUN, 1981) stat. nov.
Muestra PU6M, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *M. geslinianum*, cara dorsal enfocada.
- 7-8. *Trichodinium castanea* (DEFLANDRE, 1935) CLARKE & VERDIER, 1967.
7: Muestra PU18T, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, cara ventral enfocada; 8: mismo ejemplar, cara dorsal enfocada.
9. *Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK, 1958.
Muestra PU8M1, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, vista lateral.
10. *Hystriodinium pulchrum* DEFLANDRE, 1935.
Muestra PU18T, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*.
- 11-12. *Kiokansium* sp. cf. *Kiokansium unituberculatum* (TASCH *et al.*, 1964) STOVER & EVITT, 1978.
11: Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*; 12: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 4/LÁMINA 4

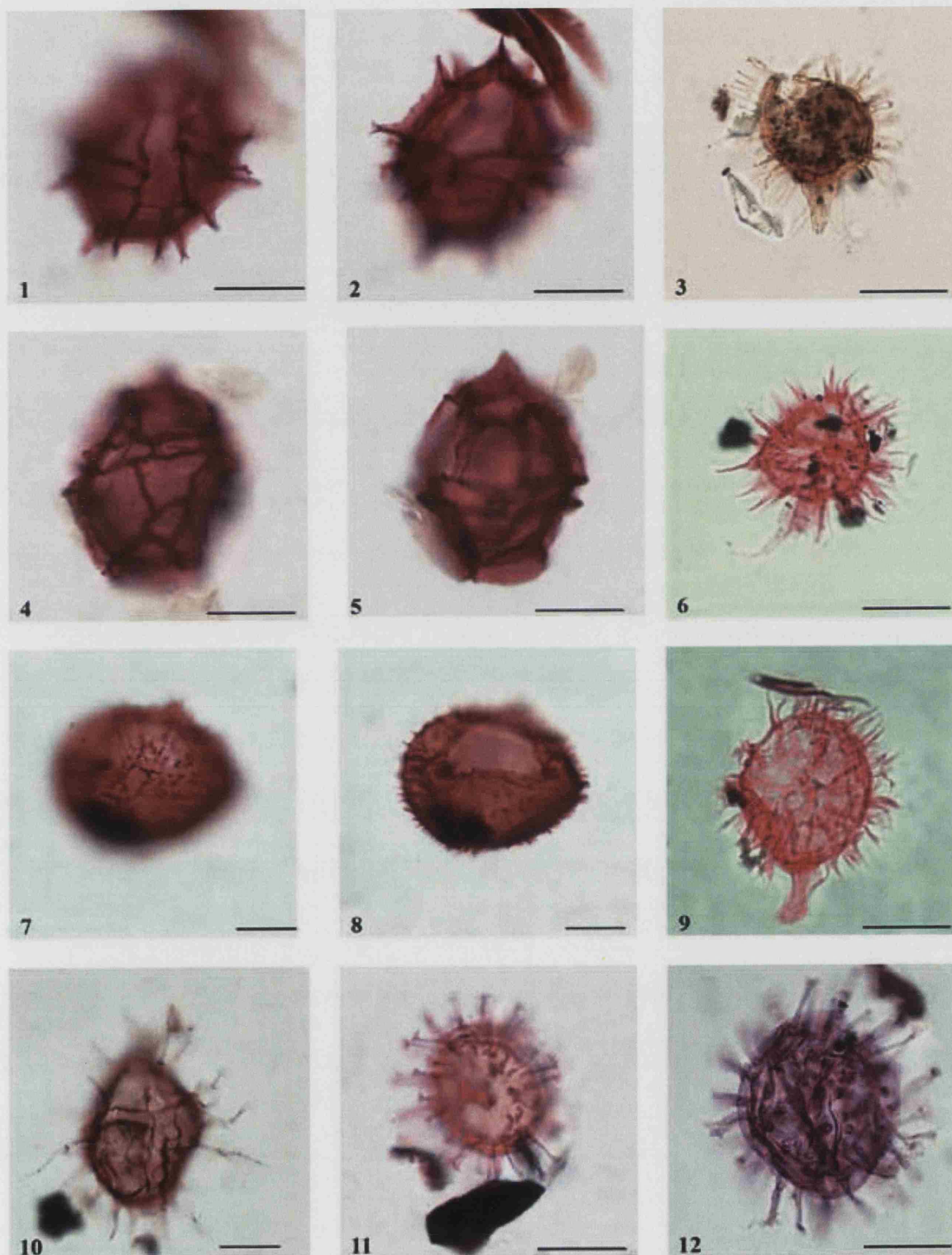


PLATE 5

- 1-6. **Dinoflagellate cyst A.**
1: Sample CO8F, *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, focus on the archaeopyle; 2: same specimen, focus on processes; 3: Sample FT26M, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, focus on archaeopyle; 4: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, lateral view; 5: Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on the archaeopyle; 6: Sample CO8P, *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, lateral view.
7. ***Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960.**
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on ventral side.
8. ***Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
Sample PU8M1, *S. (J.) subconciliatus* Zone, not stained specimen.
- 9-10. ***Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
9: Sample PU8M2, *S. (J.) subconciliatus* Zone, focus on dorsal side; 10: Sample PU8B, *S. (J.) subconciliatus* Zone, focus on dorsal side.
- 11-12. ***Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
11-12: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, 11: specimen with focus on ventral side; 12: focus on ornamentation.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 5

- 1-6. **Dinoquiste A.**
1: Muestra CO8F, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *V. gamai*, arqueópilo enfocado; 2: mismo ejemplar, procesos enfocados; 3: Muestra FT26M, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, arqueópilo enfocado; 4: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, vista lateral; 5: Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, arqueópilo enfocado; 6: Muestra CO8P, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *V. gamai*, vista lateral.
7. ***Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960.**
Muestra Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, cara ventral enfocada.
8. ***Cyclonephelium compactum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
Sample PU8M1, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, ejemplar no teñido.
- 9-10. ***Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
9: Muestra PU8M2, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, cara dorsal enfocada; 10: Muestra PU8B, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, cara dorsal enfocada.
- 11-12. ***Cyclonephelium* sp. cf. *Cyclonephelium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
11-12: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, 11: ejemplar con cara ventral enfocada; 12: ejemplar con ornamentación enfocada.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 5/LÁMINA 5

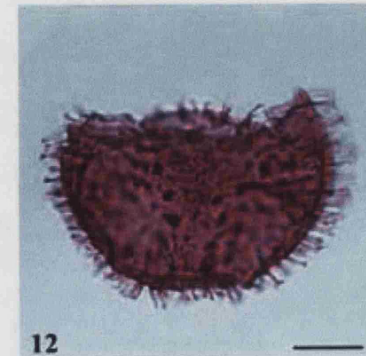
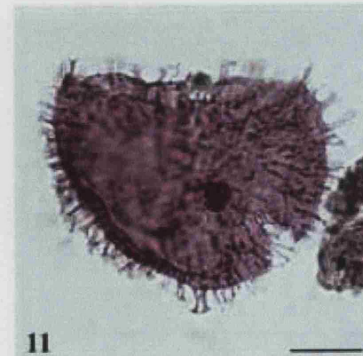
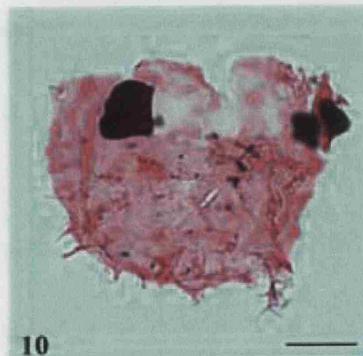
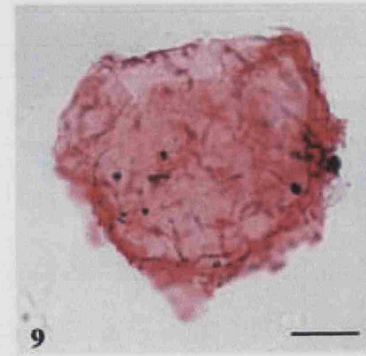
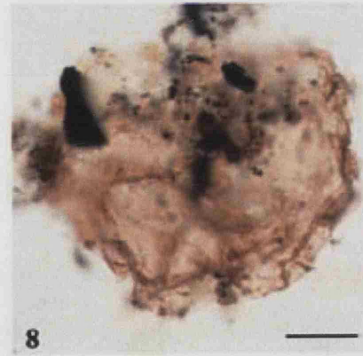
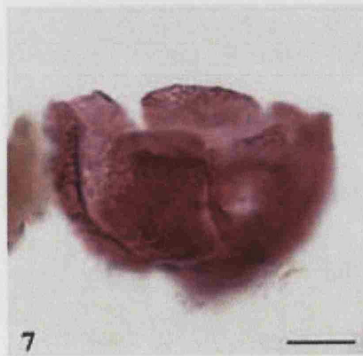
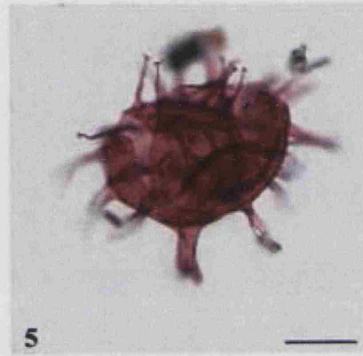
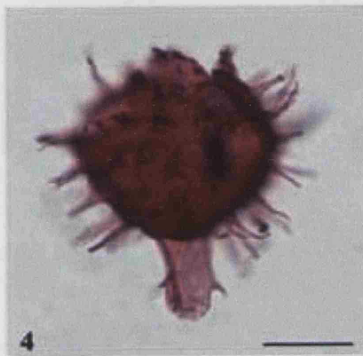
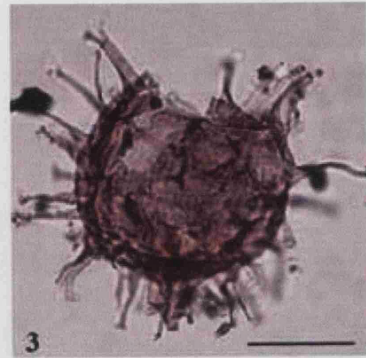
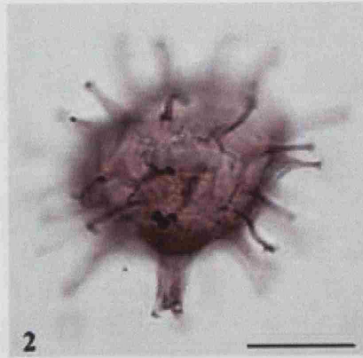
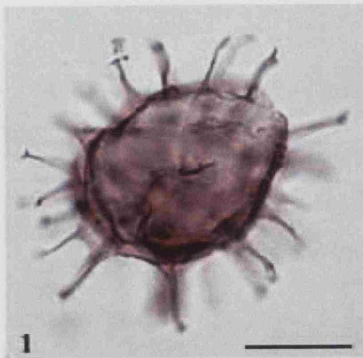


PLATE 6

- 1-3. ***Cyclonephelium hirtellum* (ALBERTI, 1961) DAVEY, 1978.**
1: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone; 2: Sample PU18T, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, focus on ventral side; 3: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
- 4, 7. ***Odontochitina operculata* (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
4: Sample PU15M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, operculum; 7: Sample FT23-1E, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, not stained specimen.
- 5, 8. ***Odontochitina costata* ALBERTI, 1961.**
5: Sample CO8J, *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone, operculum, not stained specimen; 8: Sample CO25T, *S. (I.) malladae* Zone, *Ch. (L.) luciae* Subzone.
6. ***Cyclonephelium vannophorum* DAVEY, 1969.**
Sample PU9, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, focus on processes.
- 9-10. ***Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973.**
9: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on processes; 10: Sample CO22, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on operculum, not stained specimen.
- 11-12. ***Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK, 1962) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009.**
11: Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on ventral side; 12: same specimen, focus on dorsal side.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 6

- 1-3. ***Cyclonephelium hirtellum* (ALBERTI, 1961) DAVEY 1978.**
1: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*; 2: Muestra PU18T, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, cara ventral enfocada; 3: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subzona *S. (I.) malladae*.
- 4, 7. ***Odontochitina operculata* (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955.**
4: Muestra PU15M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, opérculo; 7: Muestra FT23-1E, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, ejemplar no teñido.
- 5, 8. ***Odontochitina costata* ALBERTI, 1961.**
5: Muestra CO8J, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *V. gamai*, opérculo, ejemplar no teñido; 8: Muestra CO25T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *Ch. (L.) luciae*.
6. ***Cyclonephelium vannophorum* DAVEY, 1969.**
Muestra PU9, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, procesos enfocados.
- 9-10. ***Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973.**
9: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, procesos enfocados; 10: Muestra CO22, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, opérculo enfocado, ejemplar no teñido.
- 11-12. ***Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK, 1962) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009.**
11: Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, cara ventral enfocada; 12: mismo ejemplar, cara dorsal enfocada.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 6/LÁMINA 6

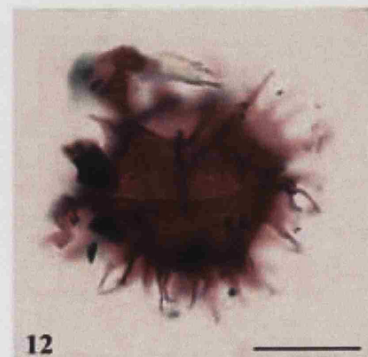
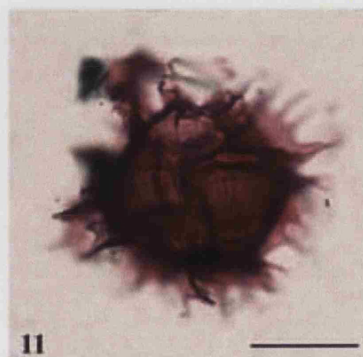
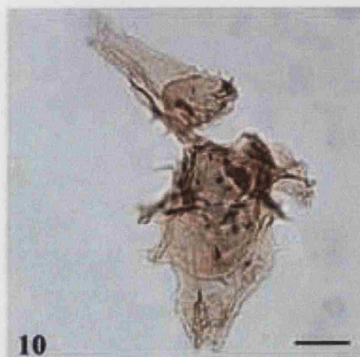
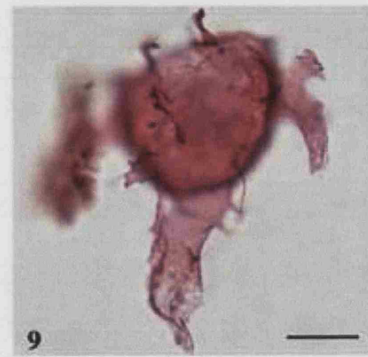
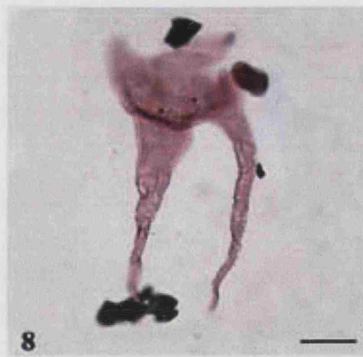
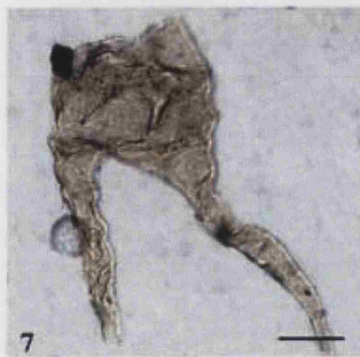
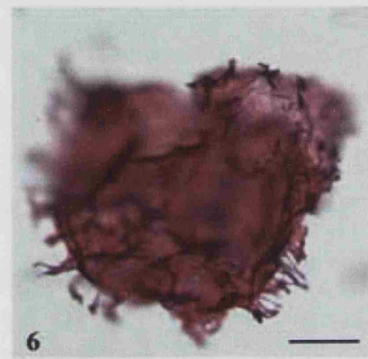
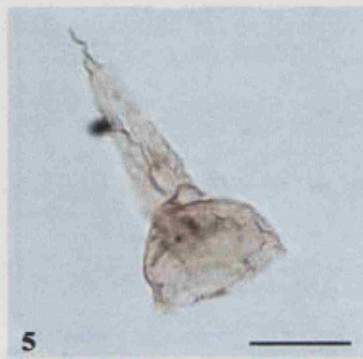
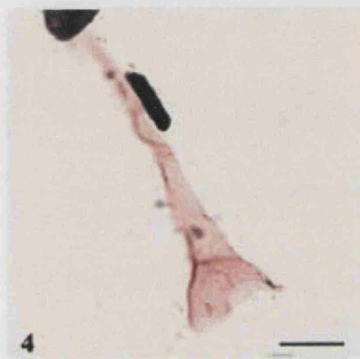
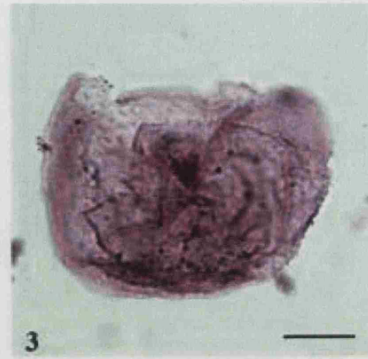
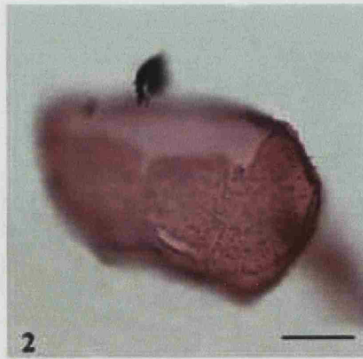
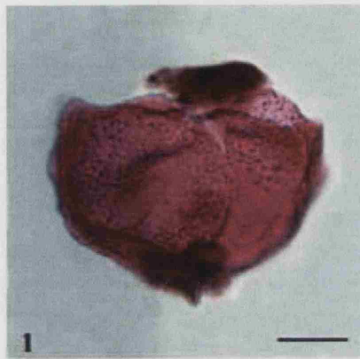


PLATE 7

- 1-2. ***Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE, 1935.**
1: Sample PU18B, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, middle focus, not stained specimen;
2: Sample CO17B, *S. (J.) subconciliatus* Zone.
- 3-5. ***Hystriosphæridium recurvatum* (WHITE, 1842) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940 subsp. *recurvatum* (autonym).**
3: Sample PU10B, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone; 4: Sample TA10, *M. geslinianum* Zone, *V. gamai* Subzone; 5: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
- 6-7. ***Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY, 1969.**
6: Sample PU24, ?*R. kallesi* Zone, ventral view; 7: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
- 8a-8d. ***Chlamydophorella ambigua* (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987.**
8a-8b: Sample PU8M3, *S. (J.) subconciliatus* Zone, not stained specimens; 8c-8d: Sample PU11B, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, not stained specimens.
- 9-10. ***Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993.**
9: Sample PU8M2, *S. (J.) subconciliatus* Zone; 10: Sample PU10M, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone.
- 11-12. ***Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993.**
11: Sample PU27, ?*R. kallesi* Zone; 12: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 7

- 1-2. ***Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE, 1935.**
1: Muestra PU18B, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, foco intermedio ejemplar no teñido; 2: Muestra CO17B Zona *S. (J.) subconciliatus*.
- 3-5. ***Hystriosphæridium recurvatum* (WHITE, 1842) LEJEUNE-CARPENTIER, 1940 subsp. *recurvatum* (autonym).**
3: Muestra PU10B, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*; 4: Muestra TA10, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *V. gamai*; 5: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
- 6-7. ***Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY, 1969.**
6: Muestra PU24, Biozona ?*R. kallesi*, cara ventral enfocada; 7: Muestra PU14T Zona *S. (I.) malladae*, Subzona *S. (I.) malladae*.
- 8a-8d. ***Chlamydophorella ambigua* (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987.**
8a-8b: Muestra PU8M3, Biozona *S. (J.) subconciliatus*, ejemplares no teñidos; 8c-8d: Muestra PU11B, Zona *Ch. (Ch.) quaasi*, ejemplares no teñidos.
- 9-10. ***Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993.**
9: Muestra PU8M2, Biozona *S. (J.) subconciliatus*; 10: Muestra PU10M, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*.
- 11-12. ***Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993.**
11: Muestra PU27, Biozona ?*R. kallesi*; 12: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 7/LÁMINA 7

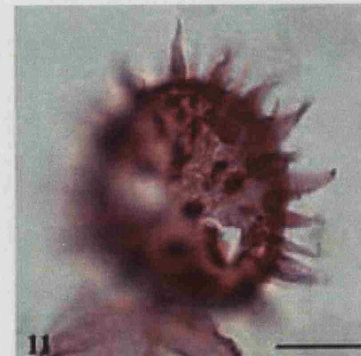
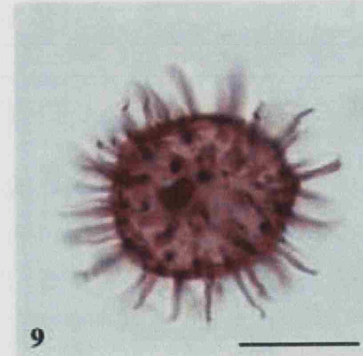
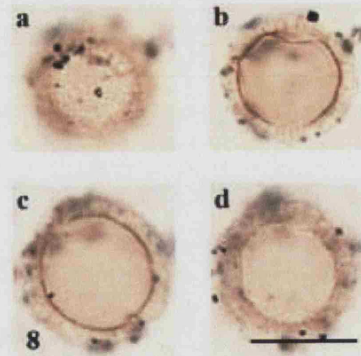
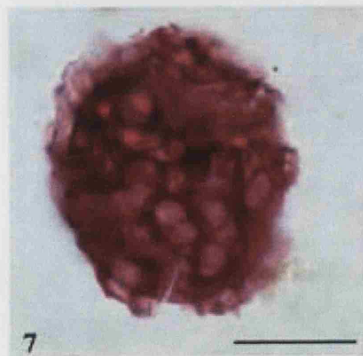
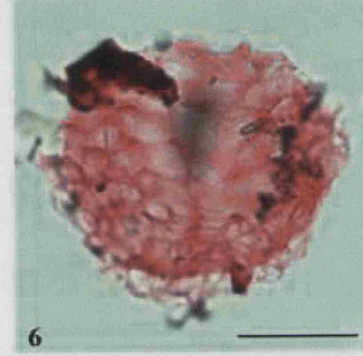
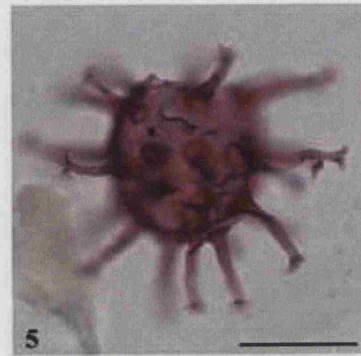
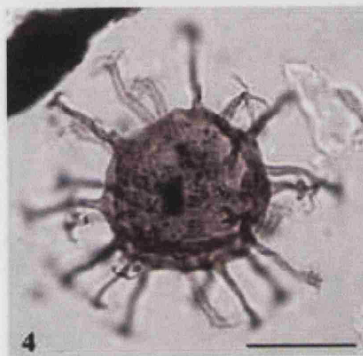
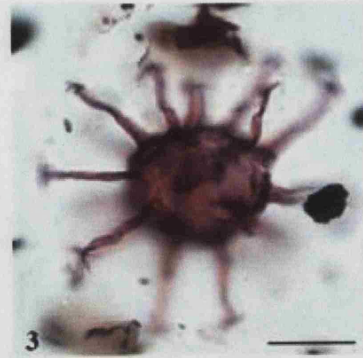
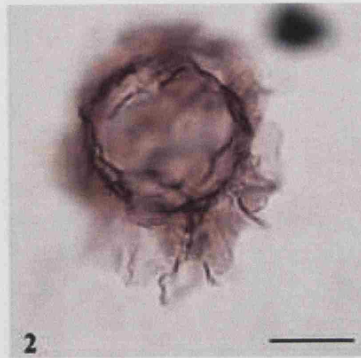
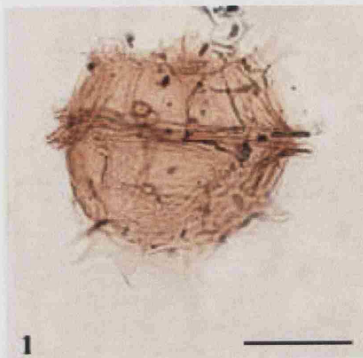


PLATE 8

1. *Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993.
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
2. *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993.
Sample FT23-2R, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, not stained specimen.
- 3-4. *Impletosphaeridium? polytrichum* (VALENSI, 1947) ISLAM, 1993.
3: Sample PU8M2, *S. (J.) subconciliatus* Zone; 4: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.
- 5-6. *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY, 1969.
5: Sample PU14M, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, focus on archaeopyle; 6: same specimen, focus on process; not stained specimen.
- 7-8. *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966.
7: Sample PU10M, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone; 8: Sample PU6T, *M. geslinianum* Zone, *M. geslinianum* Subzone.
- 9-10. *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* (WETZEL, 1836 ex DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978.
9: Sample PU27, ?*R. kallei* Zone; (19) Sample FT23-1E, *Ch. (Ch.) quaasi* Zone, phase contrast microscopy.
- 11-12. *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935.
11: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, spiny specimen, ventral view;
12: Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, spiny specimen, lateral view.

Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 8

1. *Downiesphaeridium* sp. cf. *Downiesphaeridium armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993.
Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
2. *Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993.
Muestra FT23-2R, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, ejemplar no teñido.
- 3-4. *Impletosphaeridium? polytrichum* (VALENSI, 1947) ISLAM, 1993.
3: Muestra PU8M2, Biozona *S. (J.) subconciliatus*; 4: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.
- 5-6. *Prolixosphaeridium conulum* DAVEY, 1969.
5: Muestra PU14M, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, arqueópilo enfocado; 6: mismo ejemplar, procesos enfocados; ejemplar no teñido.
- 7-8. *Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966.
7: Muestra PU10M, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*; 8: Muestra PU6T, Biozona *M. geslinianum*, Subbiozona *M. geslinianum*.
- 9-10. *Tanyosphaeridium* sp. cf. *Tanyosphaeridium xanthiopyxides* (WETZEL, 1836 ex DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978.
9: Muestra PU27, Biozona ?*R. kallei*; (19) Muestra FT23-1E, Biozona *Ch. (Ch.) quaasi*, microscopia de contraste de fase.
- 11-12. *Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935.
11: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, ejemplar con numerosos procesos, vista ventral; 12: Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, ejemplar con numerosos procesos, vista lateral.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 8/LÁMINA 8

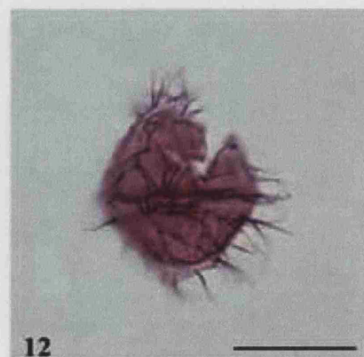
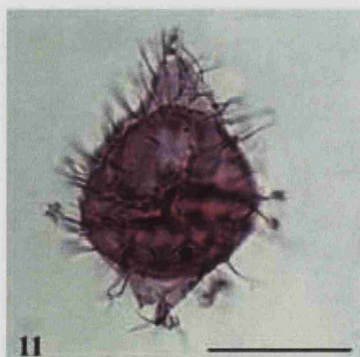
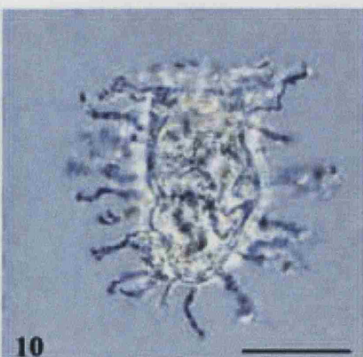
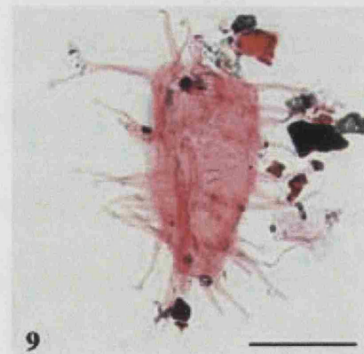
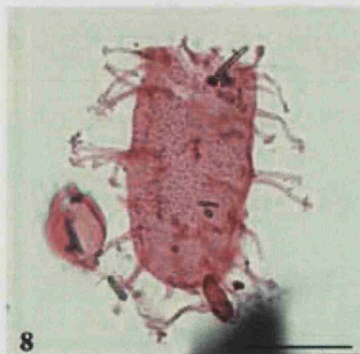
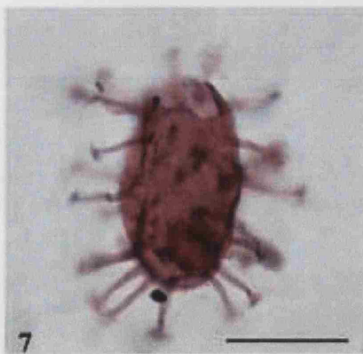
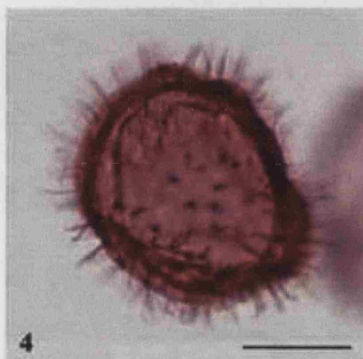
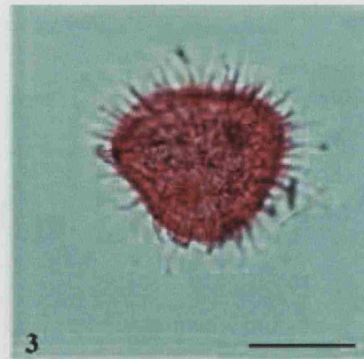
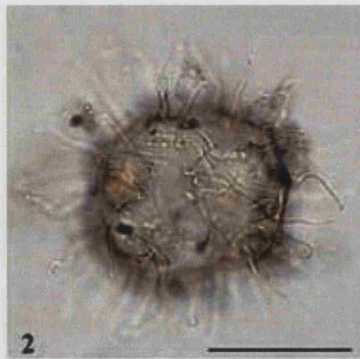
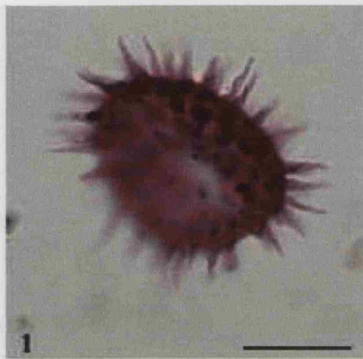


PLATE 9

- 1-3. ***Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935.**
1-3: Sample PU18B, *M. nodosoides* Zone, *M. nodosoides* Subzone, 1: spiny specimen; 2: specimen with reduced ornamentation; 3: specimen with reduced ornamentation.
- 4-5. ***Palaeohystrichophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009.**
4-5: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone; 4: specimen in dorsal view; 5: specimen in dorsal view.
- 6-9. ***Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii* SINGH, 1983.**
6-9: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, 6: specimen in dorsal view; 7: specimen in lateral view, focus on apical plate 3'; 8: same specimen as 7, focus on precingular plate 4''; 9: specimen in dorsal view, focus on ornamentation.
- 10-11. ***Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON, 1964) DAVEY, 1969.**
10-11: Sample FT25, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone, 10: specimen with focus on periphragm; 11: specimen with focus on endophragm, dorsal side.
12. **aff. *Leberidocysta defloccata* DAVEY & VERDIER, 1973.**
Sample PU14T, *S. (I.) malladae* Zone, *S. (I.) malladae* Subzone.

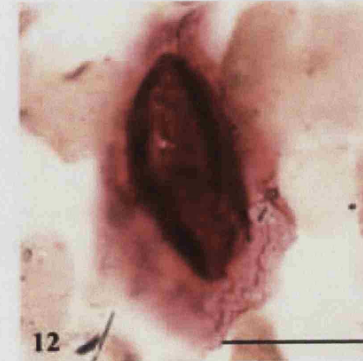
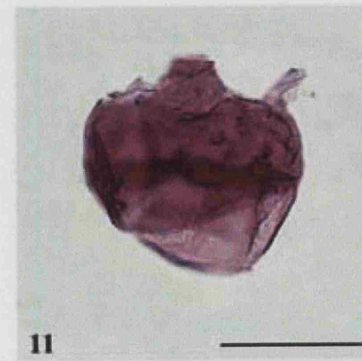
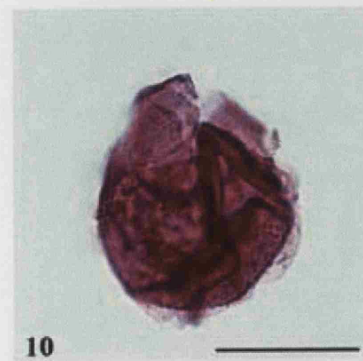
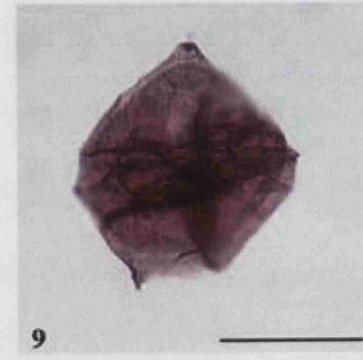
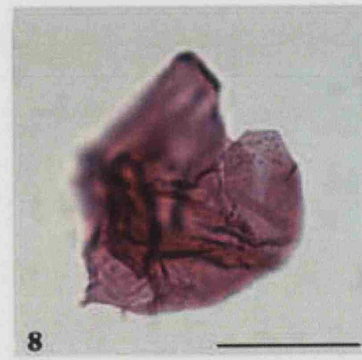
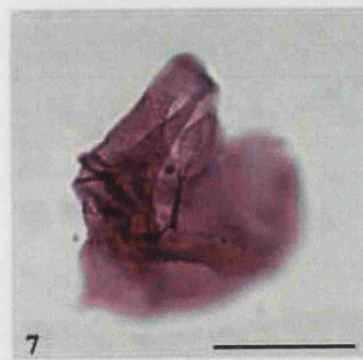
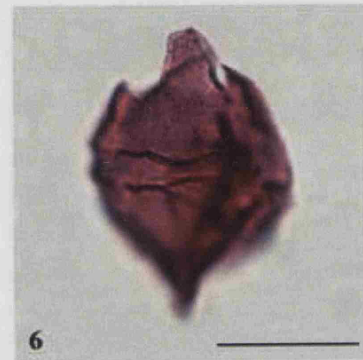
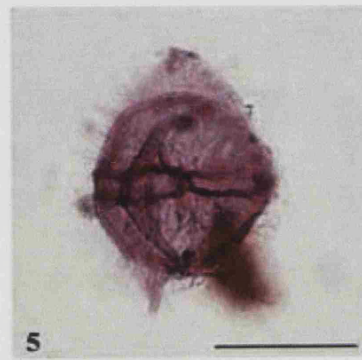
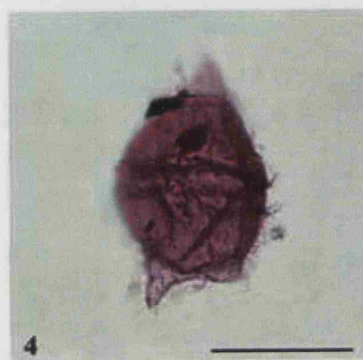
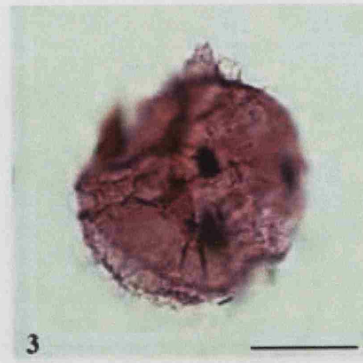
Scale bars: 20 µm.

LÁMINA 9

- 1-3. ***Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935.**
1-3: Muestra PU18B, Biozona *M. nodosoides*, Subbiozona *M. nodosoides*, 1: ejemplar con procesos numerosos; 2: ejemplar con pocos procesos; 3: ejemplar con pocos procesos.
- 4-5. ***Palaeohystrichophora palaeoinfusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009.**
4-5: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*; 4: ejemplar en vista dorsal, 5: ejemplar en vista dorsal.
- 6-9. ***Ginginodinium* sp. cf. *Ginginodinium evittii* SINGH, 1983.**
6-9: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, 6: ejemplar en vista dorsal; 7: ejemplar en vista lateral, Placa apical 3' enfocada; 8: mismo ejemplar que en 7, placa precingular 4'' enfocada; 9: ejemplar en vista dorsal, ornamentación enfocada.
- 10-11. ***Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON, 1964) DAVEY, 1969.**
10-11: Muestra FT25, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*, 10: ejemplar con perifrágmo enfocado; 11: ejemplar en vista dorsal con endofrágmo enfocado.
12. **aff. *Leberidocysta defloccata* DAVEY & VERDIER, 1973.**
Muestra PU14T, Biozona *S. (I.) malladae*, Subbiozona *S. (I.) malladae*.

Escala gráfica: 20 µm.

PLATE 9/LÁMINA 9



APÉNDICE 1: LISTA DE LOS QUISTES CITADOS EN EL TRABAJO
APPENDIX 1: LIST OF CYSTS CITED IN THE MEMORY

Las especies figuradas en negro han sido observadas en el material estudiado. Las especies figuradas en gris han sido citadas en el texto.

The species written in black have been observed in the studied material. Species written in grey are cited in the text.

Achomosphaera ramulifera (DEFLANDRE, 1937) EVITT, 1963

***Achomosphaera sagera* DAVEY & WILLIAMS, 1966**

Achomosphaera triangularis (GERLACH, 1961) DAVEY & WILLIAMS, 1969

Adnatosphaeridium tutulosum (COOKSON & EISENACK, 1960) MORGAN, 1980

Aiora fenestrata (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) COOKSON & EISENACK, 1960

Aitsoyynnium euclaense (COOKSON & EISENACK, 1970) LENTIN & VOZNIENNIKOVA, 1990

Alterbidinium minor (ALBERTI, 1959) LENTIN & WILLIAMS, 1985

Alterbidinium pilosum (DAVEY, 1969) LENTIN & WILLIAMS, 1985

Amphorosphaeridium fenestratum DAVEY, 1969

Aptea polymorpha EISENACK, 1958

Apteodinium deflandrei (CLARKE & VERDIER, 1967) LUCAS-CLARK, 1987

Apteodinium granulosum EISENACK, 1958

***Apteodinium maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960**

***Apteodinium* cf. *maculatum* EISENACK & COOKSON, 1960**

Ascodinium parvum (COOKSON & EISENACK, 1958) COOKSON & EISENACK, 1960

Atopodinium perforatum (CLARKE & VERDIER, 1967) MASURE, 1991

Atopodinium chleui (BELOW, 1981) MASURE, 1991

Batiacasphaera euteiches (DAVEY, 1969) DAVEY, 1979

Batioladinium jaegeri (ALBERTI, 1961) BRIDEAUX, 1973

Batioladinium longicornutum (ALBERTI, 1961) BRIDEAUX, 1973

Biorbifera johnewingii HABIB, 1972

Callaiosphaeridium asymmetricum (DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939) DAVEY & WILLIAMS, 1966

Caligodinium aceras (MANUM & COOKSON, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1973

***Canningia reticulata* COOKSON & EISENACK, 1960 emend. HELBY, 1987**

Canningia senonica CLARKE & VERDIER, 1967

Canningia tortulosa DAVEY & VERDIER, 1973

Carpodinium granulosum COOKSON & EISENACK, 1962

Carpodinium obliquicostatum COOKSON & HUGHES, 1964

Cassiculosphaeridia magna DAVEY, 1974

Cassiculosphaeridia pygmaeus STEVENS, 1987

***Cassiculosphaeridia reticulata* DAVEY, 1969**

Cassiculosphaeridia solida RIDING & HELBY, 2001

Cassiculosphaeridia? tocheri SCHIOLER, 1993

Cassiculosphaeridia tunica HARDING, 1990

Cerbia tabulata (DAVEY & VERDIER, 1974) BELOW, 1981

Cleistosphaeridium diversispinosum DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966

Chatangiella ditissima (MCINTYRE, 1975) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Chatangiella granulifera (MANUM, 1963) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Chatangiella specabilis (ALBERTI, 1959) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Chatangiella tripartita (MANUM, 1963) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Chatangiella verrucosa (MANUM, 1963) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Chiaouadinium vestitum (BRIDEAUX, 1971) BUJAK & DAVIES, 1983

***Chlamydophorella ambigua* (DEFLANDRE, 1937) STOVER & HELBY, 1987**

Chlamydophorella discreta CLARKE & VERDIER, 1967

- Chlamydomorphella largissima* SINGH, 1971
Chlamydomorphella nyei COOKSON & EISENACK, 1958
Cleistosphaeridium diversispinosum DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966 emend. EATON, FENSOME, RIDING & WILLIAMS, 2001
Codoniella campanulata (COOKSON & EISENACK, 1960) DOWNIE & SARJEANT, 1965
Codoniella psygma DAVEY, 1979
Cometodinium obscurum DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939
Cometodinium whitei (DEFLANDRE & COURTEVILLE, 1939) STOVER & EVITT, 1978
***Cometodinium?* sp.**
***Coronifera albertii* MILLIoud, 1969**
Coronifera minor (YU JINGXIAN, & ZHANG WANGPING, 1980) MAO & NORRIS, 1988
***Coronifera oceanica* COOKSON & EISENACK, 1958 emend. MAY, 1980**
***Coronifera hebospina* (YUN, 1981) stat. nov.**
Coronifera striolata (DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978 subspecies *striolata* (autonym)
Cribroperidinium? intricatum DAVEY, 1969
Cribroperidinium? edwardsii (COOKSON & EISENACK, 1958) DAVEY, 1969
***Criproperidinium exilicristatum* DAVEY, 1969**
Cribroperidinium orthoceras (EISENACK, 1958) DAVEY, 1969
Cribroperidinium wilsonii (YUN, 1981) POULSEN, 1996
Cyclonephellium asperum (SINGH, 1971) BELOW, 1981
Cyclonephellium? atadalicum COOKSON & EISENACK, 1962
Cyclonephellium chabaca BELOW, 1981
***Cyclonephellium compactum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955**
***Cyclonephellium distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955**
***Cyclonephellium* cf. *distinctum* DEFLANDRE & COOKSON, 1955**
***Cyclonephellium hirtellum* (ALBERTI, 1961) DAVEY, 1978**
Cyclonephellium hughesii CLARKE & VERDIER, 1967
Cyclonephellium membraniphorum COOKSON & EISENACK, 1962
Cyclonephellium paucispinum BELOW, 1981
***Cyclonephellium vannophorum* DAVEY, 1969**
Dapsilidium laminaspinosum (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981
***Dapsilidium? pumilum* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1981**
Dapsilidium warrenii HABIB, 1976
Sepispinula ancorifera (COOKSON & EISENACK, 1960) ISLAM, 1993
Stiphrosphaeridium anthophorum (COOKSON & EISENACK, 1958) LENTIN & WILLIAMS, 1985
Stiphrosphaeridium dictyophorum (COOKSON & EISENACK, 1958) LENTIN & WILLIAMS, 1985
Dinoflagellate cyst A
Dinogymnium acuminatum EVITT, CLARKE & VERDIER, 1967
Dinogymnium cretaceum (DEFLANDRE, 1935) EVITT, CLARKE & VERDIER, 1967
Dinogymnium vozzhemikoyae LENTIN & WILLIAMS, 1973
***Dinopterygium cladoides* DEFLANDRE, 1935**
***Dinopterygium alatum* (COOKSON & EISENACK, 1962) FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009**
Dinopterygium tuberculatum (EISENACK & COOKSON, 1960) STOVER & EVITT, 1978
Disphaeria munda (DAVEY & VERDIER, 1973) NORVICK, 1976
Dorocysta litotes DAVEY, 1970
***Downiesphaeridium aciculare* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993**
Downiesphaeridium armatum (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993
***Downiesphaeridium* cf. *armatum* (DEFLANDRE, 1937) ISLAM, 1993**
Downiesphaeridium multispinosum (SINGH, 1964) ISLAM, 1993

Downiesphaeridium spinulastrum (ISLAM, 1983) ISLAM, 1993

***Downiesphaeridium* sp.**

Endoceratium dettmanniae (COOKSON & HUGHES, 1964) STOVER & EVITT, 1978

Endoceratium ludbrookiae (COOKSON & EISENACK, 1958) LOEBLICH & LOEBLICH, 1966

Ellipsodinium rugulosum CLARKE & VERDIER, 1967

Epelidosphaeridia spinosa COOKSON & HUGHES, 1964 ex. DAVEY, 1969

Eurydinium glomeratum (DAVEY, 1970) STOVER & EVITT, 1978

Eurydinium saxoniense MARSHALL & BATTEN, 1988

Exochosphaeridium arnace DAVEY & VERDIER, 1973

***Exochosphaeridium majus* (LEUJEUNE-CARPENTIER, 1940) comb. nov.**

Exochosphaeridium multifurcatum (DEFLANDRE, 1937) MASURE, 2004

***Exochosphaeridium phragmites* DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966**

***Exochosphaeridium* sp.**

***Florentinia* cf. *berran* BELOW, 1982**

Florentinia buspina (DAVEY & VERDIER, 1976) DUXBURY, 1980

***Florentinia clavigera* (DEFLANDRE, 1937) DAVEY & VERDIER, 1973**

***Florentinia cooksoniae* (SINGH, 1971) DUXBURY, 1980**

***Florentinia ferox* (DEFLANDRE, 1937) DUXBURY, 1980**

Florentinia khaldunii BELOW, 1982

***Florentinia laciniata* DAVEY & VERDIER, 1973**

***Florentinia mantellii* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973**

***Florentinia radiculata* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) DAVEY & VERDIER, 1973**

Florentinia resca DAVEY & VERDIER, 1976

Florentinia stellata (MAIER, 1959) BELOW, 1982

***Florentinia* sp.**

Ginginodinium evittii SINGH, 1983

***Ginginodinium* cf. *evittii* SINGH, 1983**

Ginginodinium ornatum (FELIX & BURBRIDGE) LENTIN & WILLIAMS 1976

Hapsocysta peridictya (EISENACK & COOKSON, 1960) DAVEY, 1979

Hapsocysta dictyota DAVEY, 1979

Homotryblum tenuispinosum DAVEY & WILLIAMS, 1966

Heterosphaeridium difficile (MANUM & COOKSON, 1964) IOANNIDES, 1986

Heterosphaeridium heteracanthum (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) EISENACK & KJELLSTRÖM, 1972

***Hystiocysta palla* DAVEY, 1969**

***Hystricodinium pulchrum* DEFLANDRE, 1935**

Hystrichosphaeridium bowerbankii DAVEY & WILLIAMS, 1966

***Hystrichosphaeridium recurvatum* WHITE, 1848**

***Hystrichosphaeridium recurvatum* WHITE, 1848 subspecies *recurvatum* (Autonym)**

Hystrichosphaeridium salpingophorum (DEFLANDRE, 1935 ex DEFLANDRE, 1937) DAVEY & WILLIAMS, 1966

Hystrichosphaeridium tubiferum (EHRENBERG, 1838) DEFLANDRE, 1937

Hystrichosphaeropsis ovum DEFLANDRE, 1935

Hystrichostrogylon membraniphorum AGELOPOULOS, 1964

Impagidinium aculeatum (WALL, 1967) LENTIN & WILLIAMS, 1981

Impagidinium paradoxum (WALL, 1967) STOVER & EVITT, 1978

Impagidinium parvum (WALL, 1967) STOVER & EVITT, 1978

***Impletosphaeridium clavulum* (DAVEY, 1969) ISLAM, 1993**

***Impletosphaeridium polytrichum* (VALENSI, 1947) ISLAM, 1993**

Isabelidinium acuminatum (COOKSON & EISENACK, 1958) STOVER & EVITT, 1978

- Isabelidinium belfastense* (COOKSON & EISENACK, 1958) LENTIN & WILLIAMS, 1977
Isabelidinium cooksoniae (ALBERTI, 1959) LENTIN & WILLIAMS, 1970
Isabelidinium gallium (DAVEY & VERDIER, 1973) STOVER & EVITT, 1978
Isabelidinium? *globosum* (DAVEY, 1970) LENTIN & WILLIAMS, 1977
Isabelidinium magnum (DAVEY, 1970) STOVER & EVITT, 1978
Kallosphaeridium coninckii (BURGER, 1980) BURGER, 1980
Kallosphaeridium granulatum (NORVICK, 1976) STOVER & EVITT, 1978
aff. *Kallosphaeridium?* *helbyi* LENTIN & WILLIAMS, 1989
***Kallosphaeridium?* *ringnesiorum* (MANUM & COOKSON, 1964) HELBY, 1987**
Kallosphaeridium? *romaense* (BURGER, 1980) BURGER, 1980
Kallosphaeridium? *spongiosum* BATTEN & LISTER, 1988
Kiokansium unituberculatum (TASCH, 1964) STOVER & EVITT, 1978
***Kiokansium* cf. *unituberculatum* (TASCH, 1964) STOVER & EVITT, 1978**
Kiokansium williamsii SINGH, 1983
Kleithriasphaeridium loffhense DAVEY & VERDIER, 1976
Lacmiadinium arcticum (MANUM & COOKSON, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1980
Leberidocysta chlamydata (COOKSON & EISENACK, 1962) STOVER & EVITT, 1978
Leberidocysta defloccata (DAVEY & VERDIER, 1973) STOVER & EVITT, 1978
aff. *Leberidocysta defloccata* (DAVEY & VERDIER, 1973) STOVER & EVITT, 1978
Leptodinium? *delicatum* (DAVEY, 1969) SARTEANT, 1969
Lingulodinium machaerophorum (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) WALL, 1967
Litosphaeridium arundum (EISENACK & COOKSON, 1960) DAVEY, 1979
Litosphaeridium conispinum DAVEY & VERDIER, 1973
Litosphaeridium siphoniphorum (COOKSON & EISENACK, 1958) DAVEY & WILLIAMS, 1966
Luxadinium primulum BRIDEAUX & MCINTYRE, 1975
Luxadinium propatulum BRIDEAUX & MCINTYRE, 1975
Microdinium? *crinitum* DAVEY, 1969
***Microdinium ornatum* COOKSON & EISENACK, 1960**
Microdinium opacum BRIDEAUX, 1971
Microdinium reticulatum VOZZHENNIKOVA, 1967
Microdinium setosum SARTEANT 1966,
Microdinium? *variospinum* DAVEY, 1969
Nematosphaeropsis labyrinthus (OSTENFELD, 1903) REID, 1974
Oociscysta hincii BELOW, 1984
***Odontochitina costata* (ALBERTI, 1961) CLARKE & VERDIER, 1967**
***Odontochitina operculata* (WETZEL, 1933) DEFLANDRE & COOKSON, 1955**
Odontochitina singhii MORGAN, 1980
Oligosphaeridium albertense (POCOCK, 1962) DAVEY & WILLIAMS, 1969
Oligosphaeridium? *asterigerum* (GOCITT, 1959) DAVEY & WILLIAMS, 1969
***Oligosphaeridium complex* (WHITE, 1842) DAVEY & WILLIAMS, 1966**
Oligosphaeridium fenestratum DUXBURY, 1980
***Oligosphaeridium pulcherrimum* (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) DAVEY & WILLIAMS, 1966**
Oligosphaeridium prolixispinosum DAVEY & WILLIAMS, 1966
Oligosphaeridium totum BRIDEAUX, 1971
Operculodinium centroparum (DEFLANDRE & COOKSON, 1955) WALL, 1967
Operculodinium israelianum (ROSSIGNOL, 1962) WALL, 1967
Ovoidinium verrucosum (COOKSON & HUGHES, 1964) DAVEY, 1970 subspecies *verrucosum* (autonym)
Ovoidinium scabrosum (COOKSON & HUGHES, 1964) DAVEY, 1970
Palaehysiricophora cheit (BELOW, 1981) MAJMOUD, 1998

***Palaeohystrichophora infusorioides* DEFLANDRE, 1935**

Palaeohystrichophora granulata MAO & NORRIS, 1988

***Palaeohystrichophora palaeoifusa* FENSOME, WILLIAMS & MACRAE, 2009**

Palaeoperidinium cretaceum (POCOCK, 1962 ex DAVEY, 1970) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Palaeoperidinium pyrophorum (EHRENBERG, 1938 ex. WETZEL, 1933) SARJEANT, 1967

Parcodina ceratophora DEFLANDRE, 1947

Pervosphaeridium brevispinum (NORVICK, 1976) BELOW, 1982

***Pervosphaeridium cenomaniense* (NORVICK, 1976) BELOW, 1982**

Pervosphaeridium monasteriense (YUN, 1981)

***Pervosphaeridium pseudhystrichodinium* (DEFLANDRE, 1937) YUN, 1981**

Pervosphaeridium truncatum (DAVEY, 1969) BELOW, 1982

Pierceites schizocystis HABIB & DRUGG, 1987

Polysphaeridium zoharyi (ROSSIGNOL, 1962) BUIAK, DOWNIE, EATON & WILLIAMS, 1980

***Prolixosphaeridium conulum* DAVEY, 1969**

Psaliogonyaulax deflandrei SARJEANT, 1966

Pseudoceratium eisenackii (DAVEY, 1969) BINT, 1986

Pseudoceratium expositum BRIDEAUX, 1971

***Pterodinium cingulatum* WETZEL, 1933 subspecies *cingulatum* (autonym)**

Pterodinium cingulatum WETZEL, 1933 subspecies *polygonale* (CLARKE & VERDIER, 1967) PAUL, MITCHELL, MARSHALL, LEARY, GALE, DUANE & DITCHFIELD, 1994

Pterodinium? *cornutum* COOKSON & EISENACK, 1962

Pterodinium? *pterotum* (COOKSON & EISENACK, 1958) PAVLISHINA, 1990

Raetiaedinium truncigerum (DEFLANDRE, 1937) KIRSCH, 1991

Rhipidocorys veligera (DEFLANDRE, 1937) LEJEUNE-CARPENTIER & SARJEANT, 1983

***Scriniodinium campanula* GOCHT, 1959**

Senegallinium microgranulation (STANTLEY, 1965) STOMER & EITEL, 1978

Senoniasphaera rotundata CLARKE & VERDIER, 1967

Senoniasphaera rotundata CLARKE & VERDIER, 1967 *rotundata* (autonym)

Senoniasphaera rotundata CLARKE & VERDIER, 1967 *alveolata* PEARCE, JARVIS, SWAN, MURPHY, TOCHER & EDMONDS, 2003

Senoniasphaera protrusa CLARKE & VERDIER, 1967

Sepispinula? *hugueniotti* (VALENSI, 1955) ISLAM, 1993

Spinidinium echinoideum (COOKSON & EISENACK, 1960) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Sirmiodinium grossii ALBERTI, 1961

***Spiniferites lenzii* BELOW, 1982**

***Spiniferites ramosus* (EHRENBERG, 1838) MANTELL, 1854 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966**

***Spiniferites ramosus* EHRENBERG, 1938 ex DAVEY & WILLIAMS, 1966 subspecies *ramosus* (Autonym)**

***Spiniferites* sp. cf. *Spiniferites ramosus* subspecies *reticulatus* (DAVEY & WILLIAMS, 1966) LENTIN & WILLIAMS, 1973**

***Spiniferites twistringiensis* (MAIER, 1959) FENSOME, WILLIAMS, BARSS, FREEMAN & HILL, 1990**

***Spiniferites* sp.**

Stiphrosphaeridium anthophorum (COOKSON & EISENACK, 1958) LENTIN & WILLIAMS, 1985

Subtilisphaera perlucida (ALBERTI, 1959) JAIN & MILLEPIED, 1973

Subtilisphaera? *pirnaensis* (ALBERTI, 1959) JAIN & MILLEPIED, 1973

Subtilisphaera poutis-mariae (DEFLANDRE, 1936) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Subtilisphaera terrula (DAVEY, 1974) LENTIN & WILLIAMS, 1976

Subtilisphaera zawia BELOW, 1981

Surculosphaeridium longifurcatum (FIRTON, 1952) DAVEY, DOWNIE, SARJEANT & WILLIAMS, 1966

***Tanyosphaeridium variecalamum* DAVEY & WILLIAMS, 1966**

- Tanyosphaeridium regulare* DAVEY & WILLIAMS, 1966
Tanyosphaeridium salpinx NORVICK, 1976
Tanyosphaeridium xanthiopyxides (WETZEL ex. DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978
***Tanyosphaeridium* cf. *xanthiopyxides* (WETZEL ex. DEFLANDRE, 1937) STOVER & EVITT, 1978**
Trigonopyxidida ginella (COOKSON & EISENACK, 1960) DOWNIE & SARJEANT, 1965
***Trichodinium castanea* DEFLANDRE, 1935 ex CLARKE & VERDIER, 1967**
Trichodinium intermedium EISENACK & COOKSON, 1960
***Trithyrodinium suspectum* (MANUM & COOKSON, 1964) DAVEY, 1969**
Trithyrodinium evittii DRUGG, 1967
Walldinium anglicum (COOKSON & HUGHES, 1964) LENTIN & WILLIAMS, 1973
Walldinium krutzschii (ALBERTI, 1961) HABIB, 1972
Wrevlitia cassidata (EISENACK & COOKSON, 1960) HELENES & LUCAS-CLARK, 1997
***Xenascus ceratioides* (DEFLANDRE, 1937) LENTIN & WILLIAMS, 1973**
Xenascus perforatus (VOZZHENNIKOVA, 1967) YUN, 1981
Xenascus plotai BELOW, 1981

ANEXO 2: ANÁLISIS CUANTITATIVOS DE DINOQUISTES
APPENDIX 2: DINOCYST COUNTS

Ammonite Zones	Ammonite Subzones	Levels	<i>Achmosphaera segena</i> Davey & Williams, 1966	<i>Aptedonitium maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960	<i>Aptedonitium cf. maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960	<i>Cunningia reticulata</i> Cookson & Eisenack, 1960 emend. Helby, 1987	<i>Cassidulophueridia reticulata</i> Davey, 1969	<i>Chlamydophorella ambigua</i> (Deflandre, 1937) Stover & Helby, 1987	<i>Coronifera albertii</i> Milloud, 1969	<i>Coronifera oceanica</i> (Cookson & Eisenack, 1958) May, 1980	<i>Coronifera helospina</i> (Yun Hyesu) stat. nov.	<i>Cybroperidinium exilis</i> Stover, 1969	<i>Cyclonephelium compactum</i> Deflandre & Cookson, 1955	<i>Cyclonephelium distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955	<i>Cyclonephelium cf. distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955	<i>Cyclonephelium hirtellum</i> (Alberti, 1961) Davey, 1978	<i>Cyclonephelium vannophorum</i> Davey, 1969
RKA*		PU 27			2	2			1							2	
		PU24		1	3	4			1							1	
		PU 23	1		8		2	2								1	2
KTU*		PU22			4			2				3					1
		PU21T		2	6			1								2	
		PU21B			5			1								1	
		PU20T			1												
MNO	MN	PU19B			3			1		1							
		PU18T			8		6	2								2	
		PU18M		1	9							1					
		PU18B			3		1	1	3								
SIM	SM	PU15M		1	5		1										
		PU14T			18	1		2	3						1		
		PU14 M		1	17		3	5	3			1	1			2	3
		PU12B		2	15								1	2		2	
CCQ		PU11B		1	14		1	8				6	2			2	1
		PU10M			8		4	2					1				
		PU10B			12			2			1		3				
		PU9			12								16				
SJS		PU8 T				5		1	3			1	23				4
		PU8 M3			9		3					7	16			3	
		PU8M2			8			1					5			1	
		PU8M1			16							11	14			2	5
		PU8B			18			2					12				
MGE	MG	PU7B			2								1				1
		PU6T		1	3			2									1
		PU6M		1	18			1	1	2							2
		PU6B		2	5								4				
		PU5M			6												
NVI	MM	PU4T			6												
		PU4M			18												
		PU4B			5			1					2				
	NV	PU2.4															
ERO	CN	PU2.3							1								
		PU2.2															
		PU2.1															

Cuadro 1. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Puente de Yed. Biozonas de ammonites: ERO - *Eucalyxoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconcliliatus*; CCQ - *Choffuticeras (Choffuticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turo-niense*; RKA - *Romaniceras kallei*. Subbiozonas de ammonites: CN - *Calyxoceras (Calyxoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammites nodosoides*. Las biozonas señaladas con un asterisco son inferidas.

Table 1. Dinocyst counts for each sample from the Puente de Yed section. Ammonite Zones: ERO - *Eucalyxoceras rowei*; NVI - *Neolobites vibrayeanus*; MGE - *Metoicoceras geslinianum*; SJS - *Spathites (Jeanrogericeras) subconcliliatus*; CCQ - *Choffuticeras (Choffuticeras) quaasi*; SIM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MNO - *Mammites nodosoides*; KTU - *Kamerunoceras turo-niense*; RKA - *Romaniceras kallei*. Ammonite Subzones: CN - *Calyxoceras (Calyxoceras) naviculare*; NV - *Neolobites vibrayeanus*; MM - *Metoicoceras mosbyense*; MG - *Metoicoceras geslinianum*; SM - *Spathites (Ingridella) malladae*; MN - *Mammites nodosoides*. Zones signaled with an asterisk are inferred.

Ammonite Zones											
Ammonite Subzones											
Levels											
RKA*		PU 27									
		PU24									
		PU 23									
KTU*		PU22	1								
		PU21T									
		PU21B									
		PU20T									
MNO	MN	PU19B									
		PU18T									
		PU18M		1			1				
		PU18B									
SIM	SM	PU15M									
		PU14T									
		PU14 M		1	1	1					
		PU12B									
CCQ		PU11B					1				
		PU10M	1					2	1		
		PU10B							1		
		PU9									
SJS		PU8 T						1	1		
		PU8 M3									
		PU8M2									
		PU8M1									
		PU8B									
		PU7B									
MGE	MG	PU6T	1			3	1				
		PU6M		1							
		PU6B	1								
		PU5M									
		PU4T									
		PU4M									
NVI	MM	PU4B						2			
		PU2.4									
		PU2.3									
ERO	CN	PU2.2									
		PU2.1									

Ammonite Zones		Ammonite Subzones		Levels		Florentinia lacinata Davey & Verdier, 1973		Florentinia mantellii (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973		Florentinia radiculata (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973		Florentinia sp.		Girginodinium cf. evittii Singh, 1983		Hystriodinium pulchrum Deflandre, 1935		Hystriosphæridium recurvatum recurvatum White, 1848		Impletosphæridium clavulum (Davey, 1969) Islam, 1993		Impletosphæridium polytrichum (Valensi, 1947) Islam, 1993		Kallosphaeridium? ringnesiorum (Manum & Cookson, 1964) Helby, 1987		aff. Kallosphaeridium? helbyi Lentin & Williams, 1989		Klokensium cf. unituberculatum (Tasch, 1964) Stover & Evitt, 1978		aff. Leberidocysta deflocata (Davey & Verdier, 1973) Stover & Evitt, 1978		Microdinium ornatum Cookson & Eisenack, 1960		Odontochitina costata (Alberti, 1961) Clarke & Verdier, 1967		
RKA*		PU 27	1			8																														
		PU24	1			2																														
		PU 23		1		1																														
KTU*		PU22																																		
		PU21T	1	2																																
		PU21B	1																																	
MNO	MN	PU20T				1																														
		PU19B		3				3																												
		PU18T		1				2	4																											
SIM	SM	PU18M				1																														
		PU18B						3																												
		PU15M		1			4																													
		PU14T	1	1				8																												
		PU14 M		1	1			6	1																											
		PU12B	1																																	
CCQ		PU11B	1	1	1	3			1																											
		PU10M						2																												
		PU10B						2																												
SJS		PU9						2	2																											
		PU8 T				1	1																													
		PU8 M3		3	2																															
		PU8M2				3	1		1																											
		PU8M1	1																																	
		PU8B		1			1		1	1																										
MGE	MG	PU7B					1																													
		PU6T	3				2																													
		PU6M	1				1																													
		PU6B	1																																	
		PU5M	1							2																										
		PU4T						2																												
NVI	MM	PU4M						2																												
		PU4B	1																																	
		PU2.4																																		
		PU2.3	1																																	
		PU2.2																																		
		PU2.1																																		
ERO	CN																																			

Cuadro 1. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Puente de (continuación).

Table 1. Dinocyst counts for each sample from the Puente de section (continued).

Ammonite Zones	Ammonite Subzones	Levels															
RKA*		PU 27	1	1	151	6	3		1	82	10	2	1	7			
		PU24	3	1	181	4	1			73	3			9			
		PU 23	1		199	3	6			115	11	7	7	35	1	1	
KTU*		PU22	1	2	153	2	1			137	1	5		62	4	3	
		PU21T	1	1	116	4	1		1	91	5	4	2	17			
		PU21B			132	3	5			62	3	2		28	3		
		PU20T		1	196	5	1			13	1			5			
MNO	MN	PU19B	1	1	106					89	5		4	1	22	2	7
		PU18T	2		128	1			1	64	3			10	2	4	9
		PU18M	1	1	172	6	1			53	7	8		17			
		PU18B	2		202	3				23	5		3	5		2	
SIM	SM	PU15M	2		144	8		1		66	7			35			
		PU14T		6	121	1	2	3		52	11			25	8	5	
		PU14 M	1	1	211	2	6	9	2	1	2	34	2	1	56	6	5
		PU12B		1	183	11	2	1		53	1	6		29			
CCQ		PU11B	1	2	71	1	2		2	71	3			83			
		PU10M		1	139			3		83	5		1	5	1	3	7
		PU10B		1	121					62	2			13	5	3	
		PU9	3	2	81	2				65	3			16	6	5	
SJS		PU8 T	3		193	3	2			37	4	15		35	9		
		PU8 M3	1	1	84	6	1	1		101	2	18		8			
		PU8M2	1	1	98	13	7		1	97	5	22	2	9		2	
		PU8M1	2	1	58	4	3			95	2	2	17	1	8	5	1
		PU8B	1	3	143	4	2			83	2	2		5		3	
MGE	MG	PU7B		2	150	1				75	3	1		13			
		PU6T	1	2	211	5	5	1	1	41	1	16	4	1	13		2
		PU6M	1	1	146	5	4	1	1	41	16	4	1	13			
		PU6B		4	161	1	1			66	11	2		9			
		PU5M	2	3	201		1			39	5			5			
NVI	MM	PU4T		5	177		1			50	2			10			8
		PU4M	1	1	133	2	2			60	3			7	5	2	
		PU4B		1	175	0	4			29	9			12	3	1	
	NV	PU2.4			149	14				34		4		4		1	
ERO	CN	PU2.3			188	23	4			16	6			11			
		PU2.2			17	3				12							
		PU2.1			16	1				23				1			

Cuadro 1. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Puente de (continuación).

Table 1. Dinocyst counts for each sample from the Puente de section (continued).

Ammonite Zones	Ammonite Subzones	Levels															
			<i>Achomospaera sagena</i> Davey & Williams, 1966														
			<i>Aptedinium maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960														
			<i>Aptedinium</i> cf. <i>maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960														
			<i>Canningia reticulata</i> Cookson & Eisenack, 1960 emend. Helby, 1987														
			<i>Cassiculosphaeridia reticulata</i> Davey, 1969														
			<i>Chlamydyphorella ambigua</i> (Deflandre, 1937) Stover & Helby, 1987														
			<i>Coronifera albertii</i> Millioud, 1969														
			<i>Coronifera oceanica</i> (Cookson & Eisenack, 1958) May, 1980														
			<i>Coronifera hebospina</i> (Yun Hyesu) stat. nov.														
			<i>Cribrerodinium exilicristatum</i> Davey, 1969														
			<i>Cyclonephelium compactum</i> Deflandre & Cookson, 1955														
			<i>Cyclonephelium distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955														
			<i>Cyclonephelium</i> cf. <i>distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955														
			<i>Cyclonephelium hirrellum</i> (Alberti, 1961) Davey, 1978														
			<i>Cyclonephelium vannophorum</i> Davey, 1969														
MNO	WM	FT-28		1		135				4		7					
		FT-27		1		45											
SIM	MN	FT-26M			2	51				4							
	CL	FT-26B		1		32				4							
CCQ	SM	FT25	1	3		60				1	1	6			2	6	1
		FT24			3	24				7		1		1		1	
		FT23-3EA				5				1		2					
		FT23-3EM				28						2					
		FT23-3EB	2			40				6		1					
		FT23-2R				6		1		1				1			
		FT23-2E				5		5									
		FT23-1R				8		1				1					
		FT23-1E				5		2				2					
SJS		FT22B					10			1		1				6	1

Cuadro 2. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Fuentetoba. Subbiozonas de ammonites: CL - *Choffaticeras* (*Leoniceras*) *lucia*, WM - *Wrightoceras munieri*. Las otras abreviaturas de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites son las mismas que las del cuadro 1.

Table 2. Dinocyst counts for each sample from the Fuentetoba section. Ammonite Zones and Subzones same as Table 1 and CL - *Choffaticeras* (*Leoniceras*) *lucia*, WM - *Wrightoceras munieri*.

Ammonite Zones					
Ammonite Subzones					
Levels					
				<i>Dapsilidium? pumilum</i> (Davey & Williams, 1966) Lentin & Williams, 1981	
				<i>Dinopterygium cladoides</i> Deflandre, 1935	
				<i>Dinopterygium alatum</i> (Sarjeant, 1966) Fensome et al. 2009	
				<i>Downiesphaeridium? aciculare</i> (Davey, 1969) Islam, 1993	
				<i>Downiesphaeridium</i> cf. <i>armatum</i> (Deflandre, 1937) Islam, 1993	
				<i>Downiesphaeridium</i> sp.	
				<i>Cometodinium?</i> sp.	
				<i>Scriniodinium campanula</i> Gocht 1959	
				<i>Exochosphaeridium majus</i> (Lejeune-Carpentier, 1940) comb. nov.	
				<i>Exochosphaeridium phragmites</i> Davey et al., 1966	
				<i>Exochosphaeridium</i> sp.	
				<i>Florentinia</i> cf. <i>berran</i> Below, 1982	
				<i>Florentinia clavigera</i> (Deflandre, 1937) Davey & Verdier, 1973	
				<i>Florentinia cooksoniae</i> (Singh, 1971) Duxbury, 1980	
				<i>Florentinia ferox</i> (Deflandre, 1937) Duxbury, 1980	

Cuadro 2. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Fuentetoba (continuación).

Table 2. Dinocyst counts for each sample from the Fuentetoba section (continued).

Ammonite Zones		Ammonite Subzones		Levels													
MNO	WM	FT-28			5	4	1										
		FT-27				1	1	2									
SIM	MN	FT-26M			2	1								16			
	CL	FT-26B			3	1	2	1						8			1
CCQ	SM	FT25	2	1	1		6						3	16		1	
		FT24					3	3						2			
		FT23-3EA					1	3						12			
		FT23-3EM					1	4						14			
		FT23-3EB		8				1		1				5			
		FT23-2R						1								1	
		FT23-2E						1						1		2	1
		FT23-1R					2									1	
		FT23-1E					1										
SJS		FT22B		1		1								7		1	1
						<i>Florentinia lacinata</i> Davey & Verdier, 1973											
						<i>Florentinia mantellii</i> (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973											
						<i>Florentinia radiculata</i> (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973											
						<i>Florentinia</i> sp.											
						<i>Gingiodinium</i> cf. <i>evittii</i> Singh, 1983											
						<i>Hystriodinium pulchrum</i> Deflandre, 1935											
						<i>Hystriodinium recurvatum</i> White, 1848											
						<i>Impletosphaeridium clavulum</i> (Davey, 1969) Islam, 1993											
						<i>Impletosphaeridium polytrichum</i> (Valensi, 1947) Islam, 1993											
						<i>Kallosphaeridium? ringnesiorum</i> (Manum & Cookson, 1964) Helby, 1987											
						aff. <i>Kallosphaeridium? helbyi</i> Lentini & Williams, 1989											
						<i>Kiobansium</i> cf. <i>uninuberculatum</i> (Tasch, 1964) Stover & Evitt, 1978											
						aff. <i>Leberidocysta defloccata</i> (Davey & Verdier, 1973) Stover & Evitt, 1978											
						<i>Microdinium ornatum</i> Cookson & Eisenack, 1960											
						<i>Odontochitina costata</i> (Alberti, 1961) Clarke & Verdier, 1967											

Cuadro 2. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Fuentetoba (continuación).

Table 2. Dinocyst counts for each sample from the Fuentetoba section (continued).

	MNO	SIM	CCQ	SJS	Ammonite Zones
	WM	MN	FT-28 FT-27		Ammonite Subzones
	CL	SM	FT-26M FT-26B FT25		Levels
			FT24		Odontochitina operculata (Wetzel, 1933) Deflandre & Cookson, 1955
			FT23-3EA		Oligosphaeridium complex (White, 1842) Davey & Williams, 1966
			FT23-3EM		Oligosphaeridium pulcherrimum (Deflandre & Cookson, 1955) Davey & Williams, 1966
			FT23-3EB		Palaeohystrichophora infusoroides Deflandre, 1935
			FT23-2R		Palaeohystrichophora palaeoinfusa Fensome et al., 2009
			FT23-2E		indet. peridiniacean cysts
			FT23-1R		Pervosphæridium cenomaniense (Norvick, 1976) Below, 1982
			FT23-1E		Pervosphæridium pseudohystrichodinium (Deflandre, 1937) Yun Hyesu, 1981
					Protiosphaeridium conulum Davey, 1969
					Pterodinium cingulatum Wetzel, 1933
					Spiniferites ramosus Ehrenberg, 1938 ex. Davey & Williams, 1966
					Spiniferites sp. cf. S. ramosus reticulatus
					Spiniferites twistringensis (Maier, 1959) Fensome et al., 1990
					Spiniferites sp.
					Tanyosphaeridium varicellatum Davey & Williams, 1966
					Tanyosphaeridium cf. xanthopyxides (Wetzel ex. Deflandre, 1937) Stover & Evitt, 1978
					Trichodinium castanea Deflandre, 1935 ex Clarke & Verdier, 1967
					Trithrodinium suspectum (Manum & Cookson, 1964) Davey, 1969
					Xenosus ceratioides (Deflandre, 1937) Lentin & Williams, 1973
					Gen. et sp. indet. A

Cuadro 2. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Fuentetoba (continuación).

Table 2. Dinocyst counts for each sample from the Fuentetoba section (continued).

Ammonite Zones		Ammonite Subzones		Levels		Achromosphaera sagena Davey & Williams, 1966		Gen. et sp. indet. A		Aptecodinium maculatum Eisenack & Cookson, 1960		Aptecodinium cf. maculatum Eisenack & Cookson, 1960		Canningia reticulata Cookson & Eisenack, 1960 emend. Helby, 1987		Cassiculosphaeridia reticulata Davey, 1969		Chlamydophorella ambigua (Deflandre, 1937) Stover & Helby, 1987		Coronifera albertii Millioud, 1969		Coronifera oceanica (Cookson & Eisenack, 1958) May, 1980		Coronifera hebospina (Yun Hyesu) stat. nov.		Cribroperidinium extiristatum Davey, 1969		Cyclonephelium compactum Deflandre & Cookson, 1955		Cyclonephelium distinctum Deflandre & Cookson, 1955		Cyclonephelium cf. distinctum Deflandre & Cookson, 1955		Cyclonephelium hirtellum (Alberti, 1961) Davey, 1978		Cyclonephelium vannophorum Davey, 1969		
MGE		VG		CO-8-A		2	1					5						2	5				4															
				CO-8-B									3																									
				CO-8-C									62									3			1													
				CO-8-D		13	1						72										4			2												
				CO-8-E		1							97										2															
				CO-8-F		9							4										6			1												
				CO-8-G									15																									
				CO-8-H									3										1															
				CO-8-I		11							52											8										1				
				CO-8-J		3	1						56											3										1				
				CO-8-K		1							113											5			2	1										
				CO-8-L		16							78											2			1								1			
				CO-8-M		7							48											4														
				CO-8-N		1							82											1			2											
				CO-8-O		10							66																									
				CO-8-P		17							108											5														
				CO-8-Q		5							84											6														
SJS		CO-9		2						64								1	5																			
		CO-10M		1						82									3	2																		
		CO-11								77																												
		CO-12		1						43											8																	
		CO-13								83									1	2																		
		CO-14		5	1					78									2	9	1														2			
		CO-15		3						77									2	13																		
		CO-16	1	2						31										3																		
		CO-17		5						57										5	1	1											1					
CCQ		CO-18		3					42																													
		CO-19B		1						61										3																		
SIM	SM	CO-19M		1					24											1																		
		CO-22		11					45									2	6	1													1					
SIM	CL	CO-25-B	1	16	1				12									1	2																			
		CO-25-M		4					21						1				6																			
		CO-25-T		8					24						1	2	3																					
		CO-27							7																													
		CO-29							14						2									1														
		CO-31		1																																		
MNO	WM	CO-33			1				1																													

Cuadro 3. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Condemios. Subbiozonas de ammonites: ER - *Eucalyxoceras rowei*. Las otras abreviaturas de las Biozonas y Subbiozonas de ammonites son las mismas que las de los cuadros 1-2.

Table 3. Dinocyst counts for each sample from the Condemios section. Ammonite Zones and Subzones same as Tables 1-2 and ER - *Eucalyxoceras rowei*.

Cuadro 3. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Condemios (continuación).

- 343 -

Cuadro 3. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Condemnios (continuación).

Ammonite Zones																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
----------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Cuadro 3. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Condemios (continuación).

Table 3. Dinocyst counts for each sample from the Condemios section (continued).

Ammonite Zones															
Ammonite Subzones															
Levels															
<i>Achomosphuera sogena</i> Davey & Williams, 1966															
Gen. et sp. indet. A															
<i>Apteodinium maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960															
<i>Apteodinium</i> cf. <i>maculatum</i> Eisenack & Cookson, 1960															
<i>Canningia reticulata</i> Cookson & Eisenack, 1960 emend. Helby, 1987															
<i>Cassiculosphaeridia reticulata</i> Davey, 1969															
<i>Chlamydothorella ambigua</i> (Deflandre, 1937) Stover & Helby, 1987															
<i>Coronifera albertii</i> Millioud, 1969															
<i>Coronifera oceanica</i> (Cookson & Eisenack, 1958) May, 1980															
<i>Coronifera hebospina</i> (Yun Hyesu) stat. nov.															
<i>Cribroperidinium exilicristatum</i> Davey, 1969															
<i>Cyclonephelium compactum</i> Deflandre & Cookson, 1955															
<i>Cyclonephelium distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955															
<i>Cyclonephelium</i> cf. <i>distinctum</i> Deflandre & Cookson, 1955															
<i>Cyclonephelium hirrellum</i> (Alberti, 1961) Davey, 1978															
<i>Cyclonephelium vannophorum</i> Davey, 1969															
SIM	CL	TA18		4			82			2	4		1		
		TA16T		8		1	4				4		4		
		TA16M		2	4		23			3	2		10		
	SM	TA16B				1	13				3				1
CCQ		TA14T		6			41				2				
		TA14M		6		2	18				5		2		3
		TA14B					1							1	1
SJS		TA12T					4								4
MGE	VG	TA12A		1			2				5				
		TA12M		1				3			3				1
		TA12B					4							1	
		TA10		8	3	1	10				12		4		1

Cuadro 4. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Tamajón. Las abreviaturas de las Biozonas y subbiozonas de ammonites son las mismas que las de los cuadros 1-3.

Table 4. Dinocyst counts for each sample from the Tamajón section. Ammonite Zones and Subzones same as Tables 1-3.

Ammonite Zones		SIM																								
Ammonite Subzones		CL	TA18	TA16T	TA16M	TA16B	TA14T	TA14M	TA14B	TA12T	TA12A	TA12M	TA12B	TA10												
Levels		SM																								
<i>Dapsilidium? pumilum</i> (Davey & Williams, 1966) Lentin & Williams, 1981																										
<i>Dinopterygium cladoides</i> Deflandre, 1935																										
<i>Dinopterygium alatum</i> (Sarjeant, 1966) Fensome et al. 2009																										
<i>Downiesphaeridium? aciculare</i> (Davey, 1969) Islam, 1993																										
<i>Downiesphaeridium</i> cf. <i>armatum</i> (Deflandre, 1937) Islam, 1993																										
<i>Downiesphaeridium</i> sp.														2												
<i>Cometodinium? sp.</i>																										
<i>Scrinioidinium campanula</i> Gocht 1959																										
<i>Exochosphaeridium majus</i> (Lejeune-Carpentier, 1940) comb. nov.			5	8	3	5	3	9	1	1			7	18												
<i>Exochosphaeridium phragmites</i> Davey et al., 1966			6	15	8		5	4			5	5	16	13												
<i>Exochosphaeridium</i> sp.			6	24	44	13	19	42	9	2	16	25	2	24												
<i>Florentinia</i> cf. <i>berran</i> Below, 1982																										
<i>Florentinia clavigera</i> (Deflandre, 1937) Davey & Verdier, 1973				3	1																					
<i>Florentinia cooksoniae</i> (Singh, 1971) Duxbury, 1980																										
<i>Florentinia ferox</i> (Deflandre, 1937) Duxbury, 1980																										

Cuadro 4. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Tamajón (continuación).

Table 4. Dinocyst counts for each sample from the Tamajón section (continued).

Ammonite Zones											
Ammonite Subzones											
Levels											
SIM	CL	TA18				2					
		TA16T		1		1					
		TA16M		1		4					
	SM	TA16B				1					
CCQ		TA14T		1		1			2	1	
		TA14M				1				1	
		TA14B									
SJS		TA12T				3					
MGE	VG	TA12A		1		2					
		TA12M	1	2		2			1	2	
		TA12B		2		2			4	1	
		TA10		2				2	2	7	
		<i>Florentinia lacinata</i> Davey & Verdier, 1973									
		<i>Florentinia mantellii</i> (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973									
		<i>Florentinia radiculata</i> (Davey & Williams, 1966) Davey & Verdier, 1973									
		<i>Florentinia</i> sp.									
		<i>Gingidinium</i> cf. <i>evittii</i> Singh, 1983									
		<i>Hystriodinium pulchrum</i> Deflandre, 1935									
		<i>Hystriodinium recurvatum</i> White, 1848									
		<i>Impletosphaeridium clavulum</i> (Davey, 1969) Islam, 1993									
		<i>Impletosphaeridium polytrichum</i> (Valensi, 1947) Islam, 1993									
		<i>Kallosphaeridium? ringnesiorum</i> (Manum & Cookson, 1964) Helby, 1987									
		aff. <i>Kallosphaeridium? helbyi</i> Lentin & Williams, 1989									
		<i>Kiokansium</i> cf. <i>unituberculatum</i> (Tasch, 1964) Stover & Evitt, 1978									
		aff. <i>Leberidocysta defloccata</i> (Davey & Verdier, 1973) Stover & Evitt, 1978									
		<i>Microdinium ornatum</i> Cookson & Eisenack, 1960									
		<i>Odontochitina costata</i> (Alberti, 1961) Clarke & Verdier, 1967									

Cuadro 4. Número de especímenes identificados en cada muestra de la sección de Tamajón (continuación).

Table 4. Dinocyst counts for each sample from the Tamajón section (continued).

Ammonite Zones											
Ammonite Subzones											
Levels											
SIM	CL	TA18									
		TA16T		4		21		1			
		TA16M	2	1	2	64		1			
	SM	TA16B		1	1	40		1			
		TA14T	1			70					
		TA14M		2		138		8			
	CCQ	TA14B				42		4			
		TA12T	1			16		1			
		TA12A	2	1		48		2			
	MGE	VG	TA12M	1	1		71		7		
TA12B			6	2		50		5			
TA10				1		26			2		
</											